

Birgeria stensiöi ALDINGER

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich

von

WALTER SCHWARZ

aus Einsiedeln (Kt. Schwyz)

Begutachtet von Herrn Prof. Dr. E. Kuhn-Schnyder

Zürich 1970

1971

BIRKHÄUSER VERLAG BASEL 1970

Birgeria stensiöi ALDINGER

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich

von
WALTER SCHWARZ
aus Einsiedeln (Kt. Schwyz)

Begutachtet von Herrn Prof. Dr. E. Kuhn-Schnyder
Zürich 1970

BIRKHÄUSER VERLAG BASEL 1970

Lebenslauf

Ich, Kurt Walter Schwarz, bin als Sohn des Robert Schwarz und der Blanca Schwarz-Hess am 6. Juli 1941 in St. Gallen geboren. Mein Bürgerort ist Einsiedeln SZ. Nach sechs Jahren Primarschule und einem Jahr Sekundarschule trat ich in die Kantonsschule St. Gallen ein, wo ich im Jahre 1961 die Maturität (Typ B) erwarb. Hernach bezog ich die Universität Zürich, um Paläontologie zu studieren. Im Frühjahr 1965 begann ich mit der Dissertation, die unter der Leitung von Prof. Dr. E. KUHN-SCHNYDER stand. Sie befasst sich mit der monographischen Untersuchung eines Ganoidfisches (*Birgeria*) aus der Trias der Tessiner Kalkalpen (Monte San Giorgio).

Ich besuchte folgende Vorlesungen und Kurse bei: Prof. Dr. E. KUHN-SCHNYDER, PD Dr. B. ZIEGLER, Dr. H. RIEBER, Dr. K. A. HÜNERMANN (Paläontologie), Prof. Dr. E. HADORN, Prof. Dr. H. BURLA, Prof. Dr. P. S. CHEN, Prof. Dr. P. TARDENT, Ass. Prof. Dr. G. WAGNER, Dr. H.-P. HARTMANN, Dr. E. JUNGEN-HAUSCHTECK (Zoologie und vergleichende Anatomie), Prof. Dr. A. GANSSER, Prof. Dr. R. TRÜMPY, Prof. Dr. E. DAL VESCO (Geologie), Prof. Dr. R. HANTKE (Geologie und Paläobotanik), Prof. Dr. W. LEUPOLD (Mikropaläontologie), Prof. Dr. C. BURRI, Prof. Dr. M. WEIBEL (Petrographie), Prof. Dr. F. LAVES,

PD Dr. R. PARKER (Mineralogie), Prof. Dr. H. WANNER, Prof. Dr. F. MARKGRAF, Prof. Dr. A. RUTISHAUSER, Prof. Dr. F. GÄUMANN, Prof. Dr. R. BACHOFEN (Botanik), Prof. Dr. H. A. SCHÜLTZ, Prof. Dr. J. BIEGERT (Anthropologie), Prof. Dr. G. TÖNDURY (Anatomie des Menschen), Prof. Dr. R. HUNSPERGER (Physiologie des Menschen), Prof. Dr. H. BOESCH, Prof. Dr. K. SUTER, PD Dr. M. SCHÜEPP (Geographie), Prof. Dr. H. R. OSWALD (Allgemeine und anorganische Chemie), Prof. Dr. F. HEINRICH (Physik II). Zusätzlich besuchte ich didaktische Vorlesungen und Kurse für das höhere Lehramt bei: Prof. Dr. O. WOODTLI (Allgemeine Didaktik des Mittelschulunterrichtes), Dr. R. HEGET-SCHWEILER (Spezielle Didaktik des Biologieunterrichtes an Mittelschulen), Kantonsschulprofessor Dr. W. NIGG (Spezielle Didaktik des Geographieunterrichtes an Mittelschulen).

Vom Herbst 1966 bis Frühjahr 1968 war ich als Halbtagsassistent am Paläontologischen Institut der Universität Zürich beschäftigt. Während des Sommersemesters 1968 hatte ich an der Kantonsschule St. Gallen eine Hilfslehrerstelle in Biologie/Geographie inne.

Zürich, den 25. Oktober 1968



Inhaltsverzeichnis

Vorwort	5	7. Die Oberkieferregion und angrenzende Partien ..	26
Einleitung	7	a) Die Maxillaria	26
Beschreibung	9	b) Das Rostropraemaxillare	27
I. Der Schädel	9	Diskussion und Vergleiche	27
1. Das Neurocranium	9	c) Die Ectopterygoide	29
a) Die Autosphenotica	9	d) Die Entopterygoide	29
b) Das Sphenoid	9	e) Die Dermometapterygoide	29
c) Das Parasphenoid	9	f) Die Quadrata	30
Diskussion und Vergleiche	14	Diskussion und Vergleiche	30
2. Der Opercularapparat	15	8. Der Unterkiefer	30
a) Die Praeopercula	15	a) Die Angularia	31
b) Die Opercula	16	b) Die Supraangularia	32
c) Die Subopercula	17	c) Die Dentalosplenialia	32
Diskussion und Vergleiche	17	d) Die Praearticularia	33
3. Die Verknöcherungen des Hyoidbogens	18	e) Die Meckelschen Knorpel (Partes articulares) ..	33
a) Die Hyomandibularia	18	Diskussion und Vergleiche	34
b) Die Ceratohyalia (?)	18	9. Die Zähne	34
c) Die Hypohyalia (?)	18	Zähne des Gebisses	34
4. Verknöcherungen der Kiemenbögen	18	Zähne der Dermalknochen	34
a) Die Epibranchialia	18	Morphologie	35
b) Die Ceratobranchialia	18	Mikroskopischer Bau	35
c) Die Branchiostegalreihen	19	Zähne des Exemplars von Val Porina	37
d) Die Symplectica	19	Zähne von <i>B. mougeoti</i> (AGASSIZ) aus dem ger-	
Diskussion und Vergleiche	19	manischen Muschelkalk	39
5. Die Dermalknochen der Orbitaregion	20	Vergleiche und Diskussion	39
a) Die Suborbitalia	20	10. Skulptur und mikroskopischer Bau der Dermal-	
b) Die Jugalia	20	knochen	41
c) Die Antorbitalia	20	Oberflächenstrukturen	41
6. Das dermale Schädeldach	20	Diskussion und Vergleiche	41
a) Das Postrostrale	20	Mikroskopischer Bau	42
b) Die Nasalia	20	11. Die Rekonstruktion des Schädels	44
c) Die Frontalia	21	II. Das postcraniale Skelett	45
d) Die Parietalia	21	1. Das Axialskelett	45
e) Die Supraorbito-dermosphenotico-		a) Die Basidorsalia	45
intertemporalia	21	b) Die Supraneuralia	45
f) Die Supraorbitalia	23	c) Die Basiventralia	45
g) Die Supratemporalia	23	d) Die ventralen arcualen Ossifikationen und die	
h) Die Extrascapularia	24	Hypuralfortsätze	48
i) Die Supraspiracularplatten	24	Diskussion und Vergleiche	49
Diskussion und Vergleiche	24	2. Der Schultergürtel und die Brustflossen	51
Beziehungen des dermalen Schädeldaches zum		Dermalknochen des Schultergürtels	51
Parasphenoid und Neurocranium	25	a) Die Posttemporalia	51
		b) Die Supracleithra	52
		c) Die Cleithra	52
		Diskussion und Vergleiche	52

Das Endoskelett des Schultergürtels und die Brustflossen	54	7. Beschuppung, Körpergestalt und Grössenverhältnisse von <i>Birgeria</i>	66
a) Die Scapularplatten	54	8. Mikroskopischer Bau der Schuppen und Lepidotrichia	67
b) Die Suprascapularia	54	a) Schuppen von <i>Birgeria stensiöi</i> (Exemplar von Val Porina)	67
c) Die Mesocoracoide	54	b) Lepidotrichia von <i>Birgeria stensiöi</i> (Exemplar von Val Porina)	69
d) Die Coracoidplatten	54	c) Schuppen des Störs (<i>Acipenser sturio</i>)	69
e) Die radialen Ossifikationen	54	Diskussion und Vergleiche	72
f) Die Lepidotrichia	54	III. Allgemeiner Teil	77
3. Der Beckengürtel und die Bauchflossen	55	1. Systematik und Evolution der Gattung <i>Birgeria</i>	77
a) Die Pelvisplatten	55	2. Verwandtschaftliche Beziehungen von <i>Birgeria</i> zu den Palaeonisciden und zum Formenkreis der Störartigen	82
b) Die radialen Ossifikationen	55	3. Geographische und stratigraphische Verbreitung von <i>Birgeria</i>	84
c) Die Lepidotrichia	55	4. Fischfaunen der Trias	85
4. Die Analflosse	55	5. Bemerkungen zur Fortbewegung und Lebensweise der <i>Birgeria</i>	86
a) Die Axonoste	55	6. Erhaltungszustand von <i>Birgeria stensiöi</i> ALDINGER	87
b) Die Axonost-Platte	55	7. Biostratinomie der <i>Birgeria stensiöi</i> ALDINGER	87
c) Die Baseoste	55	Zusammenfassung	88
d) Die Lepidotrichia	57	Summary	88
5. Die Dorsalflosse	60	Résumé	89
a) Die Axonoste	60	Riassunto	89
b) Die Axonost-Platte	60	Literaturverzeichnis	91
c) Die Baseoste	60	Tafeln 1 und 2	
d) Die distalen Ossifikationen	61		
e) Die Lepidotrichia	61		
6. Die Caudalflosse	61		
a) Ventraler Flossenlappen: Lepidotrichia	63		
b) Dorsaler Flossenlappen: Schuppen, Fulcralschuppen-Fulcren	63		
c) Die Schuppen des Seitenliniensystems	63		
d) Die ventralen arcualen Ossifikationen und ihre Hypuralfortsätze	64		
Diskussion und Vergleiche	64		
Schultergürtel und Brustflosse	64		
Beckengürtel und Bauchflosse	64		
Dorsalflosse	64		
Analflosse	65		
Caudalflosse	65		

Vorwort

Bei den Grabungen der Zürcher Paläontologen in der Trias des Monte San Giorgio wurden neben Reptilien auch zahlreiche Fische geborgen. Unter diesen zeichnet sich ein Fund eines Vertreters der Gattung *Birgeria* durch die gute Erhaltung des knöchernen Skelettes und seine Grösse besonders aus. Für die Überlassung dieses schönen Untersuchungsmateriales sowie für die wertvollen Ratschläge bin ich meinem hochverehrten Lehrer Prof. Dr. E. KUHN-SCHNYDER zu grossem Dank verpflichtet.

Am Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen hatte ich Gelegenheit, bei Prof. Dr. W. GROSS seine Technik der Herstellung von Dünnschliffen kennenzulernen. Weitere Dünnschliffe durch Hartgebilde der *Birgeria stensiöi* ALDINGER und eines Störs verdanke ich Präparator J. AICHINGER. Die schwierige Präparation des Fundes wurde in der Hauptsache von Herrn B. RISSI ausgeführt. Die photographischen Aufnahmen stammen von Präparator J. AICHINGER, die schönen Zeichnungen von Herrn O. GARRAUX (Basel). PD Dr. V. ZISWILER (Zoologi-

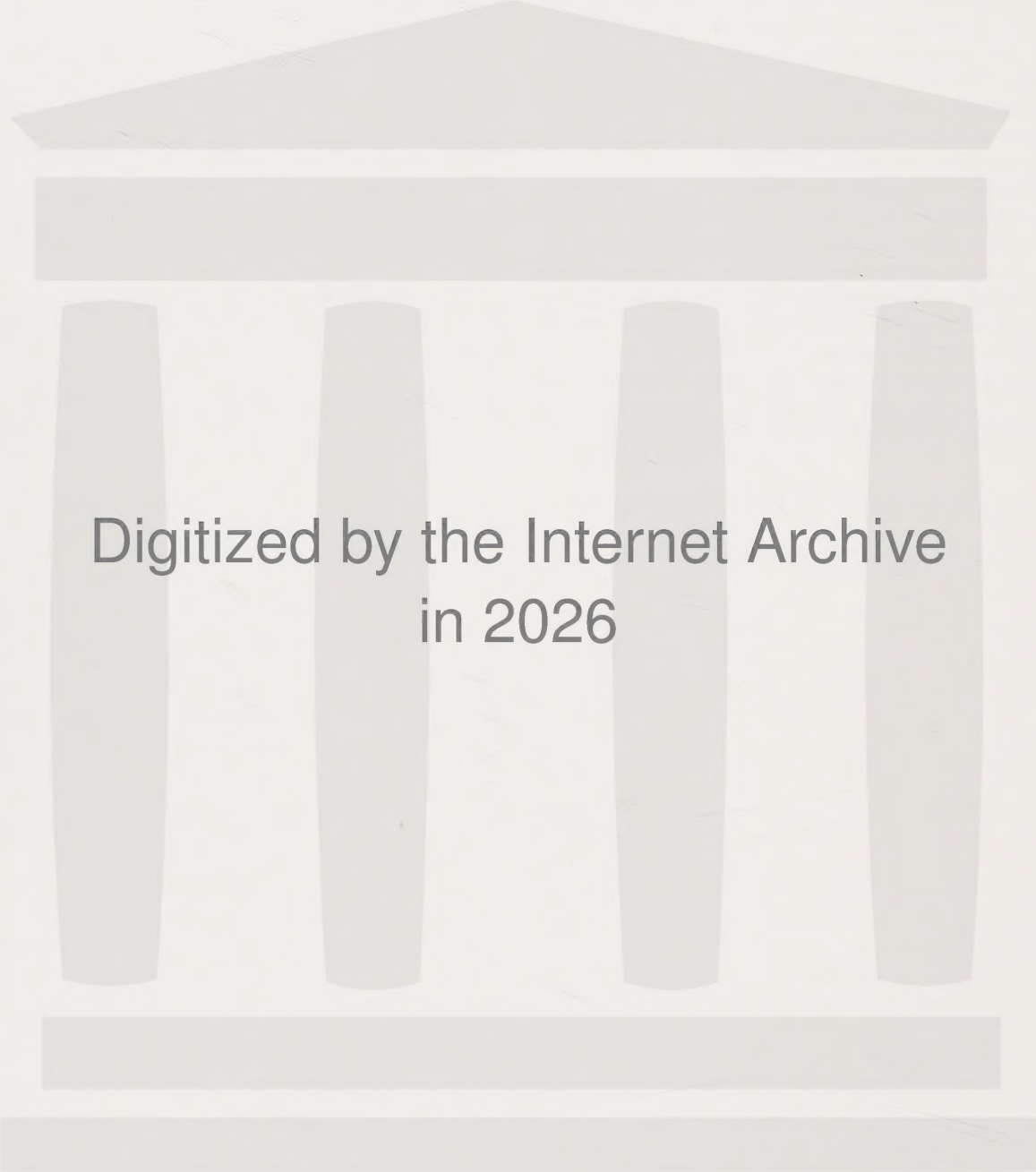
sches Museum der Universität Zürich) stellte mir den Stör für die Anfertigung von Dünnschliffen durch Schuppen für Vergleichszwecke zur Verfügung. Ich möchte nicht verfehlen, all den genannten Herren herzlich zu danken.

Seit dem Jahre 1954 wurden die Grabungen des Paläontologischen Institutes und Museums der Universität Zürich durch namhafte Zuwendungen des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung ermöglicht. Die Kosten der Anfertigung der Abbildungsvorlagen übernahm die Georges und Antoine Claraz-Schenkung. Auch an dieser Stelle möchte ich den beiden Institutionen dafür meinen aufrichtigsten Dank aussprechen.

Mein herzlichster Dank gilt vor allem auch meinen Eltern, die mir das Studium der Paläontologie ermöglicht haben.

Zürich, den 7. Oktober 1969

W. Schwarz



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41507220_0057

Einleitung

Zähne der Gattung *Birgeria* sind schon vor der Mitte des letzten Jahrhunderts bekannt geworden. Sie stammten zur Hauptsache aus dem germanischen Muschelkalk und Rhät, dem Aust Cliff von Bristol (Rhät) sowie aus der süd-alpinen Trias. Man schrieb sie damals dem Genus *Saurichthys* zu und errichtete zahlreiche Arten. Auf Grund der Oberflächenstruktur der Zähne und ihrer Grösse liess sich ihre Zahl auf drei Arten: *S. mougeoti* AGASSIZ, *S. acuminatus* AGASSIZ und *S. costatus* v. MÜNSTER, beschränken¹⁾. Neben zahlreichen Zähnen fanden sich gelegentlich auch Reste von Maxillen, die von L. AGASSIZ zu *S. mougeoti* und andere von A. S. WOODWARD zu *S. acuminatus* gestellt wurden. Auf Grund eines vollständig erhaltenen Maxillare von *S. mougeoti* aus dem germanischen Muschelkalk von Bayreuth erkannte E. STENSIÖ (1919) dessen Palaeonisciden-Natur. Solche Vertreter trennte er von der Gattung *Saurichthys* und schuf für sie das Genus *Birgeria* (zu Ehren von Dr. BIRGER SJÖSTRÖM). Dieser Publikation folgte 1921 seine klassische Arbeit über «Triassic Fishes from Spitzbergen», in der er vor allem Teile des Neurocraniums, des Achsen- sowie Flossenskelettes von Formen aus der Eotrias von Spitzbergen beschrieb, die er zur Art *B. mougeoti* (AGASSIZ) stellte. Neue Funde aus Spitzbergen und Grönland ermöglichten E. STENSIÖ (1932), das Schädel skelett genauer zu beschreiben, und eine neue Art *B. groenlandica* aufzustellen, von der er eine Rekonstruktion des Schädels geben konnte. Im Jahre 1936 kündigte E. NIELSEN weiteres Material aus der Eotrias von Grönland an und verglich die Fischfauna von Grönland mit derjenigen von Madagaskar und Spitzbergen. Diesem kurzen Bericht folgte 1949 seine ausführliche Beschreibung von *B. groenlandica* STENSIÖ. Das ihm zur Verfügung stehende Material enthielt, neben einzelnen Knochenresten, auch ganze Skelette im natürlichen Verband. In dieser vorzüglichen Arbeit wurde der Bau des gesamten Schädels sowie des postcranialen Skelettes ausführlich beschrieben, ferner wurde eine Rekonstruktion des Fisches gegeben. Seine Vergleiche mit den damals bekannten *Birgeria*-Arten sowie mit verschiedenen Vertretern der Palaeonisciformes und Störe (s. l.) erweiterten die Kenntnisse beträchtlich.

Schon E. STENSIÖ (1921, 1932) und D. M. S. WATSON (1925) fanden am Neurocranium, am Parasphenoid und an weiteren Skelettelementen übereinstimmende Merkmale mit *Acipenser*, *Polyodon* und anderen Vertretern aus der Verwandtschaft der Störe. Wegen dieser Sondermerkmale errichtete H. ALDINGER (1937) eine eigene Familie: Birge-

riidae, die von L. S. BERG (1940) übernommen wurde. Auf besonders nahe Beziehungen zu *Polyodon* hat E. NIELSEN (1949) nachdrücklich hingewiesen.

J. P. LEHMAN (1952) beschrieb weitere gute Funde aus der Eotrias von Madagaskar. In einigen Merkmalen erinnern sie an *B. groenlandica* STENSIÖ, zeigen jedoch daneben primitivere Züge (vor allem am Parasphenoid), weshalb J. P. LEHMAN die neue Art *B. nielseni* aufstellte. Ebenfalls aus der Eotrias von Madagaskar stammt eine *Birgeria* sp. mit vollständig erhaltenen mittleren Partien des postcranialen Skelettes. Nach S. GUFFROY (1956) weist sie gewisse Beziehungen zu *B. groenlandica* STENSIÖ und *B. nielseni* LEHMAN auf. Aus der unteren Trias Sibiriens (Gebiet der Lena) ist ferner von D. V. OBRUCHEV, L. S. BERG, A. A. KAZANTSEVA (1967) ein *Birgeria*-Rest (Maxillare und Unterkiefer mit Zähnen) bekannt geworden. Das Maxillare und die Zähne dieser *Birgeria* sp. zeigen Ähnlichkeiten mit *B. nielseni* LEHMAN.

Aus der Mitteltrias von Lothringen wurden von *B. mougeoti* (AGASSIZ) und *B. acuminata* (AGASSIZ) bisher nur Zähne von C. CORROY (1928) nachgewiesen.

Ein Kieferrest aus der Mitteltrias der Shasta County von Kalifornien wurde von D. S. JORDAN (1907) als *Xenestes velox* beschrieben und der Familie der Chirocentridae zugeordnet. E. STENSIÖ (1932) wies ihn dem Genus *Birgeria* zu (*B. velox*).

Aus Carrapook (Muntham) Dundas von West Victoria (Australien) wurde von T. S. HALL (1900) ein Fisch (Axialskelett und Flossen) unter dem Namen *Psilichthys selwyni* aufgeführt. Die fehlende Beschuppung des Rumpfes sowie die Elemente des Axialskelettes erinnern etwas an die Verhältnisse bei *Birgeria*. Seine systematische Stellung ist jedoch umstritten, da der Schädel nicht überliefert ist.

Nachdem durch A. STOPPANI (1860–1865) Zähne von *B. acuminata* (AGASSIZ) im süd-alpinen Rhät gefunden worden waren, ermöglichten Schädelreste der gleichen Art aus den Bergamasker Alpen A. BONI (1937) eine Rekonstruktion des Schädels. In seiner Publikation vergleicht der Autor die verschiedenen Typen der Maxillaria der damals bekannten *Birgeria*-Arten und schliesst mit einer Beschreibung von Zähnen von *B. costata* (v. MÜNSTER).

Gegenstand einer Arbeit von J. G. SAVAGE und N. F. LARGE (1966) sind ein Maxillenrest von *B. acuminata* (AGASSIZ) und Zähne von *B. costata* (v. MÜNSTER) aus dem Rhät der Westbury-shales (Gloucester).

Aus der süd-alpinen Mitteltrias (Besano, Italien) wurden durch F. BASSANI (1886) Reste (Kiefer und Zähne) von *Belonorhynchus* angeführt, die einer *Birgeria* angehören könnten (?). Schädelreste von *Birgeria* aus dem gleichen stratigraphischen Niveau, aus dem Grenzbitumenhorizont des Monte San Giorgio (Lokalität Cava Tre Fontane), untersuchte und beschrieb H. ALDINGER (1931). Es lagen ihm zur Hauptsache Reste des Visceralskelettes (Maxil-

¹⁾ *Saurichthys mougeoti* AGASSIZ = *S. conidens* HOGARD = *S. semicostatus* v. MÜNSTER. *Saurichthys acuminatus* AGASSIZ = *S. apicalis* PORTLOCK = *S. longidens* AGASSIZ (Zahn von Aust Cliff) = *S. longiconus* PLIENINGER = *S. brevisconus* PLIENINGER = *S. listiconus* PLIENINGER = *S. annulatus* WINKLER = *S. aculeatus* HENRY = *S. acuminatus* TOMMASI = *S. acuminatus* BASSANI = *Saurichthys costatus* v. MÜNSTER = *Thelodus rectus* SCHMIDT.

lare, Pterygoide, Branchialbögen und Zähne) vor. Nach der Form des Maxillare und der Oberflächenskulptur der Zähne handelt es sich um eine neue Art, die H. ALDINGER *B. stensiöi* nannte.

Anlässlich der Grabungen des Zoologischen Museums der Universität Zürich in der Trias vom Monte San Giorgio (Kanton Tessin) wurden weitere *Birgeria*-Reste aus dem Grenzbitumenhorizont (Anis/Ladin) gefunden. Darunter befindet sich eine etwa 1,20 m lange *Birgeria*, die 1934 in Val Porina geborgen und 1946 von B. RISSI präpariert wurde. Dieses vollständig erhaltene Exemplar zeigt in den meisten Skelettelementen einen ausgezeichneten Erhaltungszustand. In einer vorläufigen Mitteilung hat E. KUHN (1946) über diesen Fund berichtet. Ein Vergleich mit dem Typusexemplar von *B. stensiöi* ALDINGER aus der Cava Tre Fontane zeigt, dass der Fund aus Val Porina zur gleichen Art gehört.

Das Fossil wurde von unten, also vom Liegenden her, präpariert. Erfahrungsgemäss ist diese Seite immer besser

erhalten. Das Skelett liegt deshalb scheinbar auf der linken Seite; auf dem Meeresgrunde wurde das Tier, auf der rechten Flanke liegend, eingebettet. Die Plattenebene entspricht nicht einer Schichtfläche, sondern ist eine durch Präparation geschaffene Fläche.

Der Einfluss des Druckes der darüberliegenden Sedimente auf die Knochen war deswegen nicht gross, weil die meisten Knochen flächenhaft entwickelt sind. Nur Unterkiefer, Cleithra und einige wenige weitere Skelettelemente zeichnen sich durch ihre besondere Dicke aus.

Dieser Tessiner Fund ist bisher das einzige vollständig erhaltene Skelett einer *Birgeria* aus der mittleren Trias. Deshalb wird das Exemplar im folgenden Kapitel sorgfältig beschrieben und mit den bisher bekannten stratigraphisch älteren und jüngeren Arten verglichen. Zuletzt wird versucht, die einzelnen *Birgeria*-Arten nach ihrer Evolutionshöhe zu gruppieren und die Stammesgeschichte der Gattung *Birgeria* in Raum und Zeit zu rekonstruieren.

Beschreibung

I. Der Schädel (Fig. 1, 2)

1. Das Neurocranium

Vom Neurocranium des Exemplars von Val Porina sind nur die Autosphenotica und wahrscheinlich das Sphenoid überliefert. Offenbar sind die weiteren Elemente von anderen Knochen überdeckt oder waren nur knorpelig entwickelt und deshalb fossil nicht erhaltungsfähig.

a) *Die Autosphenotica* (aus, Fig. 3)

Es liegen beide Autosphenotica vor. Das rechte Autosphenoticum befindet sich neben den vorderen Partien der rechten Seite des dermalen Schädeldaches. Es ist von zwei kürzeren, einigermaßen geraden und zwei längeren gebogenen Rändern begrenzt. Der Knochen besteht aus einem vorderen, flach auslaufenden und einem hinteren dicken, aufgewölbten Abschnitt mit einer schlitzartigen Öffnung. Diese entspringt dem inneren Rand und endet in der Mitte des Knochens. Der Schlitz nimmt an der Begrenzung des Spiracularkanals teil. Eine in der Tiefe des Schlitzes gelegene Fläche weist Riefungen auf, die quer zur Öffnung angeordnet sind. Die oberste Knochenschicht zeichnet sich durch einen starken Glanz aus. Am langen äusseren Rand beobachtet man warzenartige, stachelige Erhebungen.

Das linke Autosphenoticum liegt zwischen den Vorderenden des rechten Ober- und Unterkiefers. Es besitzt einen sanduhrförmigen Umriss, wobei es an einer Seite etwas stärker eingeschnürt ist. Gegen das Knochenzentrum, das als gerundete Erhöhung hervortritt, ziehen von der Peripherie her Leisten.

b) *Das Sphenoid* (sph, Fig. 1, 2)

Zwischen dem Schädeldach und dem linken Praeoperculum liegt ein Knochen, der mit dem Sphenoid identisch sein könnte. Er wird von einem geraden und einem leicht wellig verlaufenden gebogenen Rand begrenzt. Beide Enden sind abgestumpft. Parallel zur Längserstreckung verlaufen in der Mitte zwei parallele Reihen kleiner Öffnungen, die als Durchtrittsstellen für Nerven und Blutgefässe zu deuten sind.

c) *Das Parasphenoid* (ps, Fig. 4, 5)

Das Parasphenoid, ein Dermalknochen, liegt isoliert vor. Im Bereiche der Processus ascendentes wird der Knochen von schräg verlaufenden Frakturen durchzogen. Am distalen Teil des hinteren Abschnittes sind die obersten Knochenpartien über weite Bereiche herausgebrochen. Das Vorderende des Parasphenoides wird von einem langen massiven, keilförmigen Knochen, dem Suboperculum 1 (sop 1) über-

lagert. Gegen den Betrachter zu ist das Parasphenoid deutlich gewölbt. Der vordere Schenkel zeigt die Wölbung am schwächsten. Etwas stärker tritt sie in den zentralen Partien hervor und nimmt lateralwärts wieder etwas ab, während der hintere Schenkel wieder kräftiger gewölbt ist.

Die Wölbung und die Tuberculi auf dem vorderen Abschnitt weisen darauf hin, dass dem Betrachter die Aussen- oder Ventralseite zugewandt ist.

Der linke Processus ascendens reicht etwas weiter nach vorne und ist etwas kürzer als der rechte, was wohl einer Deformation zuzuschreiben ist. Das Parasphenoid ist leicht flachgedrückt, wobei die Processus ascendentes ungefähr in die Ebene des Körpers gelangten.

Das Parasphenoid zeigt im vorliegenden Erhaltungszustand die Form eines Kreuzes mit senkrecht aufeinanderstehenden Schenkeln. Die ungefähr gleich langen vorderen und hinteren Schenkel sind wesentlich länger als die flügelartigen lateralen Fortsätze (Processus ascendentes).

Der vordere Schenkel verengt sich cranialwärts, um gegen sein Vorderende wieder etwas breiter zu werden. Von den randlichen Einbuchtungen zieht beiderseits je ein Kamm gegen das Zentrum des Knochens. Die Kämme bilden mit dem Aussenrand einen spitzen Winkel, der sich gegen das Knochenzentrum hin öffnet. Vom Vorderrand aus verläuft ferner jederseits eine Leiste gegen die Knochenmitte. Die beiden Leisten schliessen ein schmales dreieckiges Feld ein, das mit relativ grossen warzenartigen Erhebungen (Tuberculi) versehen ist. Sie gehören einem System von Oberflächenstrukturen an, wie sie für Dermalknochen von Ganoiden typisch sind. In unserem Falle sind es Hautzähnnchen (Denticles). Parallel zu den Kanten, die das Dreieck umgeben, verlaufen feine Rillen und Rinnen schräg nach vorne. Sie lassen sich meist nur bis zu den kammartigen Erhebungen verfolgen. Etwa 3 mm unter der Spitze des Dreiecks liegt das Ausstrahlungszentrum des Parasphenoides.

Die Breite des hinteren Schenkels nimmt caudalwärts allmählich zu. Seine Seitenränder verlaufen gerade. In seiner Mediane liegt eine von zwei Kanten begrenzte, erhöhte Region von etwa 6 mm Breite. Die Kanten lassen sich nur zum Teil nach hinten weiter verfolgen. Ganz caudal legen sie sich offenbar den Seitenrändern an, was jedoch wegen ihrer Erhaltung nicht zu erkennen ist.

Die lateralen Schenkel (Processus ascendentes) haben die Form von Dreiecken. Ihr leicht geschwungen verlaufender Vorderrand trifft mit dem Seitenrand des vorderen Abschnittes ungefähr in einem rechten Winkel zusammen und hinterlässt dort eine tiefe, weite Einbuchtung. Der hintere Rand des Processus ascendens zieht von dessen äusserster Spitze schräg caudalwärts nach innen und vereinigt sich mit dem Rand des hinteren Abschnittes in einem stumpfen Winkel. Im Gegensatz zum nicht zerschlitzten Vorderrand weist der hintere Rand zahlreiche Einbuchtungen auf.



Fig. 1
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina). Gesamtansicht des Schädels und des Schultergürtels sowie von Teilen des vordersten Axialskelettes (zirka $\frac{1}{2} \times$ nat. Gr.).

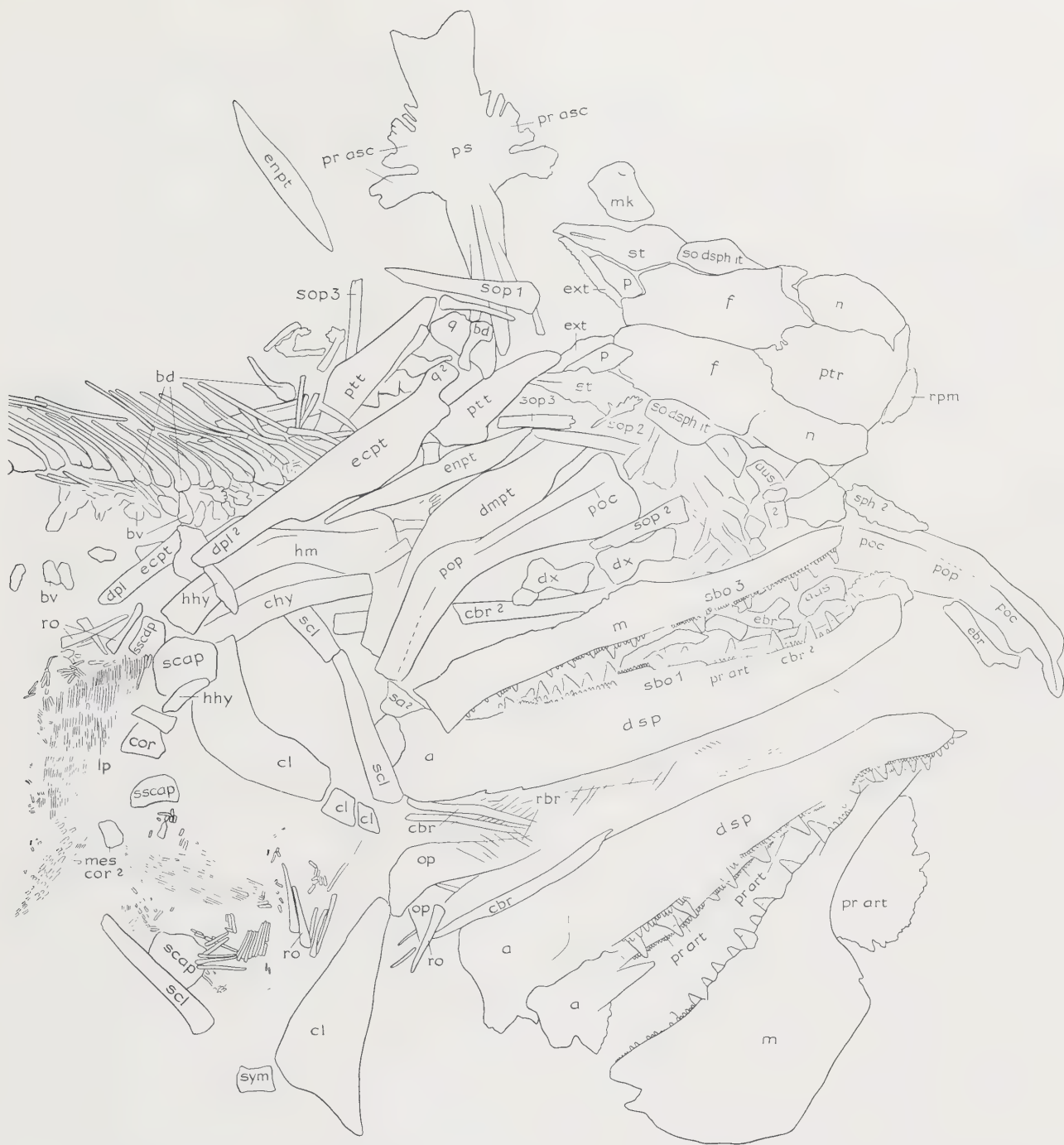


Fig. 2

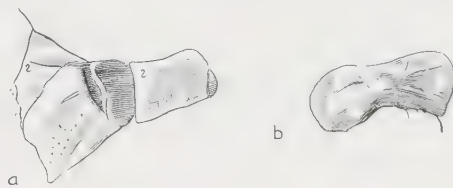
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina). Gesamtansicht des Schädels und des Schultergürtels sowie von Teilen des vordersten Axialskelettes (zirka $\frac{1}{2} \times$ nat. Gr.).

a: Angulare, aus: Autosphenoticum, bd: Basidorsale, bv: Basisventrale, cbr: Ceratobranchiale, chy: Ceratohyale, cl: Cleithrum, cor: Coracoidplatte, dmpt: Dermometapterygoid, dpl: Dermalpalatinum, dsp: Dentalospleniale, dx: Supraspiracularplatte, ebr: Epibranchiale, ecpt: Ectopterygoid, enpt: Entopterygoid, ext: Extrascapulare, f: Frontale, hhy: Hypohyale, hm: Hyomandibulare, j: Jugale, lp: Lepidotrichia, m: Maxillare, mes.cor: Meso-

coracoid, mk: Meckelscher Knorpel, Pars articularis, n: Nasale, op: Operculum, p: Parietale, poc: Praeopercularer Sinneskanal, pop: Praeoperculum, pr.art: Praearticular, pr.asc: Processus ascendens, ps: Parasphenoid, ptr: Postrostrale, ptt: Posttemporale, q: Quadratum, rbr: Branchiostegalreihen, rpm: Rostroprae-maxillare, ro: Radiale Ossifikationen, sa: Supraangulare, sbo 1 2 3: Suborbitale 1 2 3, scap: Scapularplatte, scl: Supracleithrum, so: Supraorbitale, so.dsph.it: Supraorbito-dermosphenotico-intertemporale, sop 1 2 3: Suboperculum 1 2 3, sph: Sphenoid, sscap: Suprascapularplatte, st: Supratemporale, sym: Symplecticum.

Fig. 3

Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina). a: rechtes, b: linkes Autosphenoticum (aus), nat. Gr.



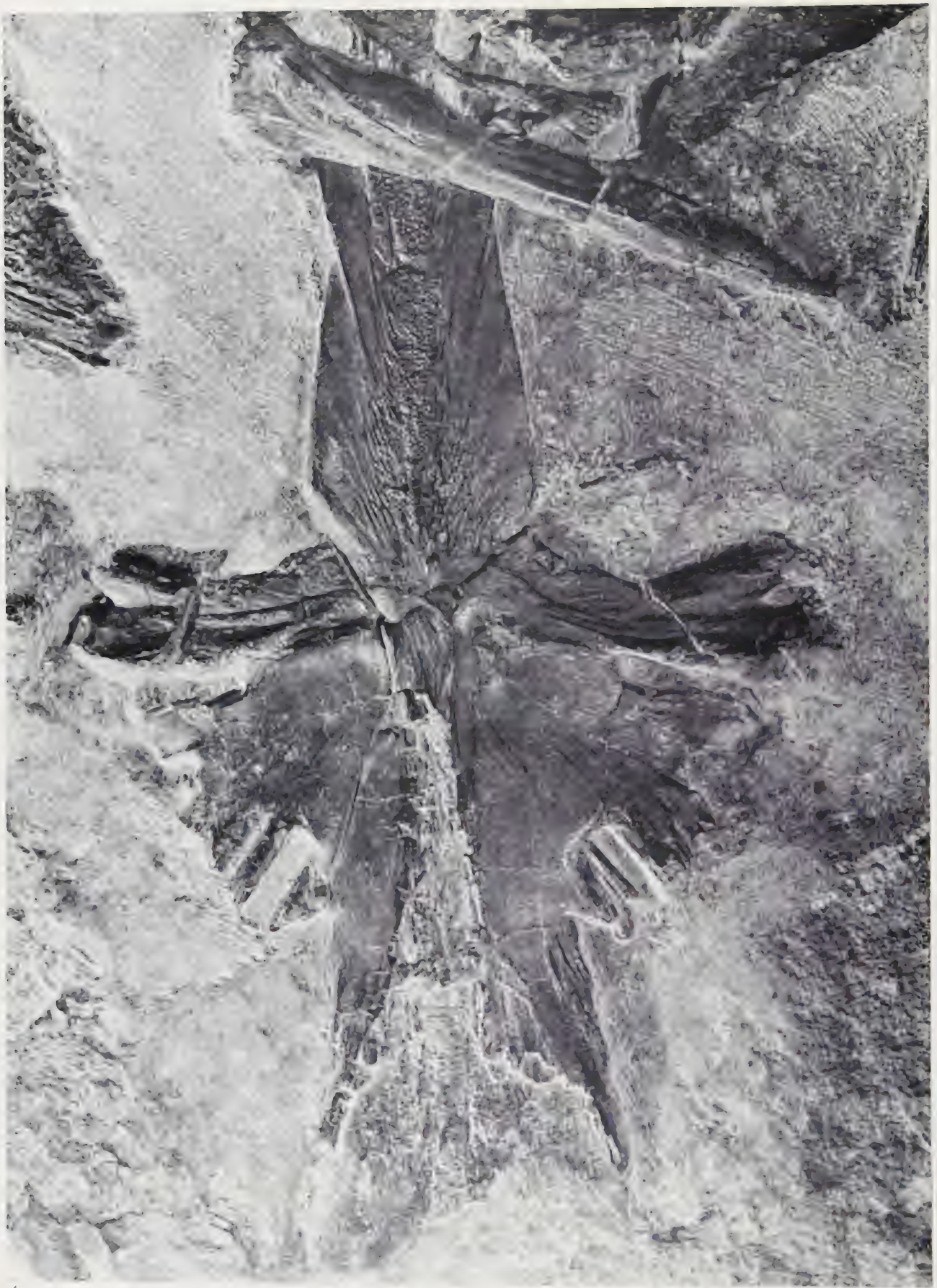


Fig. 4
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina). Parasphenoid (ps). Zirka $2 \times$ nat. Gr.

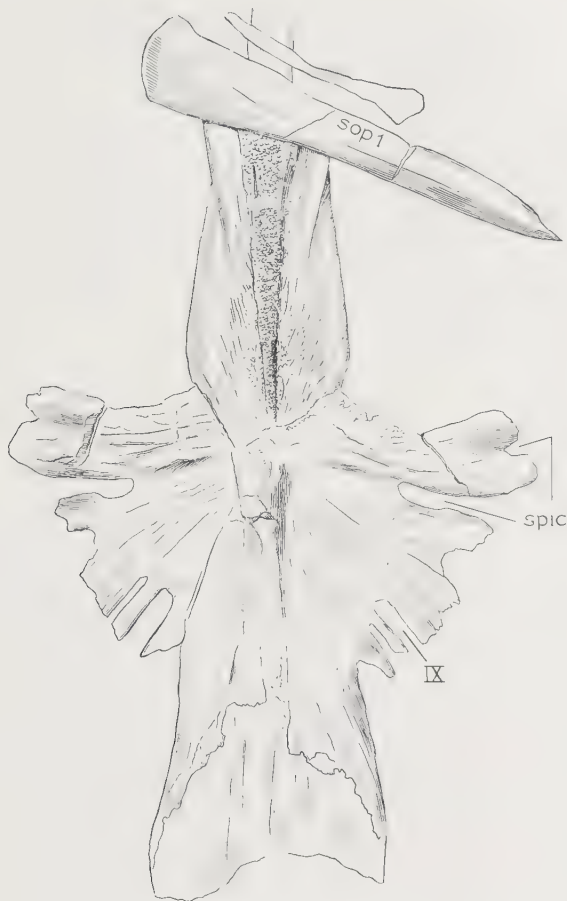


Fig. 5
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).
Parasphenoid (ps). Nat. Gr.
spic: Spiracularkanal, IX: Nervus IX, (sop 1: Suboperculum 1).

Eine solche findet sich an der Spitze des Seitenfortsatzes, etwas dahinter folgt eine lange, schmale, weit in den Knochen vortretende Vertiefung. Am Übergang dieses Randes zum Seitenrand des hinteren Abschnittes sieht man eine Eindellung, an die sich eine tiefe, etwa schmalrechteckige Einbuchtung anschließt. Zwischen diesen Kerben und Buchten zeigen sich noch weitere von untergeordneter Bedeutung.

Vom Ossifikationszentrum aus zieht ein System von dicken, wuchtigen Leisten gegen das distale Ende des Processus ascendens. Sie belegen nur seine vorderen Partien, so dass die hinteren glatt erscheinen. Hier weist das Parasphenoid seine maximale Dicke auf. Der rechte und linke Seitenfortsatz verhalten sich, was die Verteilung der Oberflächenelemente und Einbuchtungen anbetrifft, annähernd gleich. Vom Knochenzentrum aus verlaufen Ausstrahlungslinien, erkennbar als feine, gerade, dünne Rinnen, bis zu den Rändern.

J. P. LEHMAN (1954, 1966) hat sich eingehend mit der Form des Parasphenoides befasst. Nach ihm kann das Parasphenoid der Actinopterygier ein oder zwei Paare seitlicher Fortsätze tragen. Bei ursprünglichen Actinopterygiern (zum Beispiel *Pteronisculus*, *Palaeoniscus*, *Boreosomus*) heben sich ein vorderes Paar (Processus ascendentes ante-

riores) und ein hinteres Paar (Processus ascendentes posteriores) deutlich voneinander ab. Bei höher evoluierten Actinopterygiern kann nur noch ein Paar seitlicher Fortsätze auftreten (Fig. 6). Es stellt sich die Frage, ob dieses Paar den vorderen oder den hinteren Processus ascendentes ursprünglicher Actinopterygier homolog ist. E. STENSIÖ (1925) homologisierte die Processus ascendentes auf Grund der Lage des Arteria carotis-Systems. Nach ihm liegen die Öffnungen für die Arteria carotis externa am Parasphenoid von *Saurichthys* genau hinter den Processus ascendentes. Die Arteria carotis interna durchstößt das Parasphenoid nicht, sondern tritt erst weiter vorn durch das Basisphenoid in das Neurocranium ein, also weit vor den Processus ascendentes. Die Eintrittsstelle der Carotis externa in das Neurocranium ist als Öffnung am Parasphenoid deutlich zu erkennen. Bei *Amia* und *Sinamia* durchdringt die Carotis interna das Parasphenoid unterhalb der Processus ascendentes, um hinter diesem ins Neurocranium einzutreten, also ohne am Parasphenoid Öffnungen zu hinterlassen (Fig. 6). Daraus folgt:

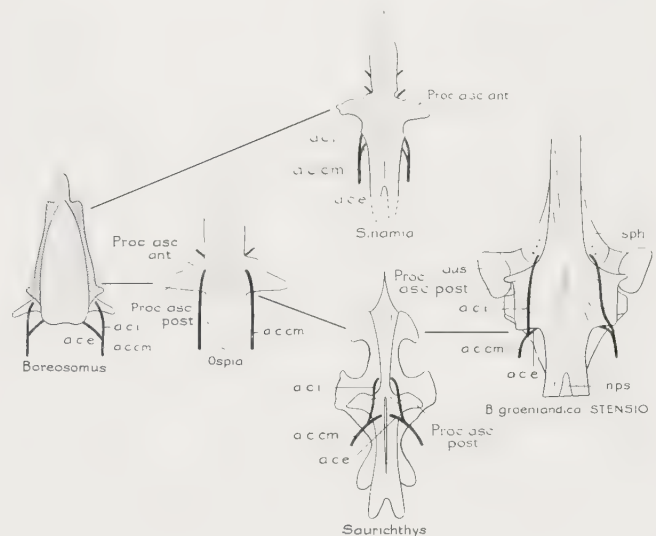


Fig. 6
Beziehungen des Arteria carotis-Systems zum Parasphenoid bei verschiedenen Actinopterygiern.

a.c.cm: Arteria carotis communis, a.c.e: Arteria carotis externa, a.c.i: Arteria carotis interna, aus: Autosphenoticum, eth: Ethmoid, fb: Fossa bridgei, n.ps: Schlitz für den Aortenkanal, oc: Occipitale, Proc.asc.ant: Processus ascendens anterior, Proc.asc.post: Processus ascendens posterior, pro.op: Prootico-opisthoticum, sph: Sphenoid, IX: Nervus IX.

- Die Processus ascendentes von *Saurichthys* sind hintere Seitenfortsätze (Processus ascendentes posteriores) und entsprechen den hinteren Processus ascendentes von *Pteronisculus*, *Palaeoniscus* und *Boreosomus*. Dasselbe gilt für *Birgeria*, *Acipenser* und *Polyodon* (Fig. 7).
- Die Processus ascendentes von *Amia* und *Sinamia* sind den vorderen kleinen Seitenfortsätzen von *Palaeoniscus*, *Pteronisculus* und *Boreosomus* homolog. Es sind die Processus ascendentes anteriores.

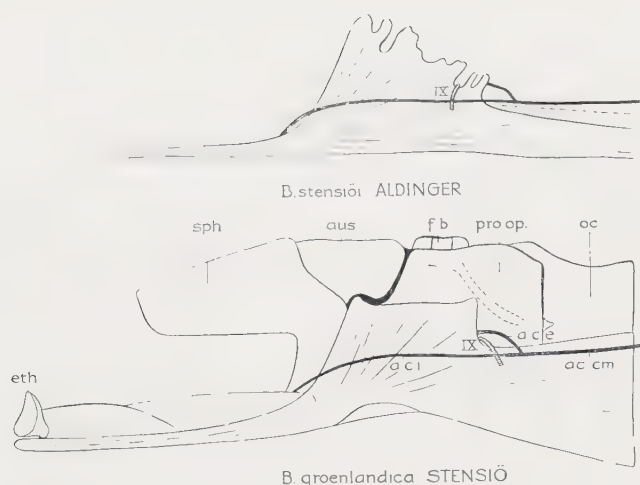


Fig. 7
Beziehungen des Arteria carotis-Systems zum Parasphenoid bei *B. groenlandica* STENSIÖ und *B. stensiöi* ALDINGER (Exemplar von Val Porina). Abkürzungen siehe Fig. 6.

H. ALDINGER (1937) hält die Lage der Arterien nicht für so wichtig. Denn bei zwei nah verwandten Gattungen *Ospia* und *Broughia* zeigen sich im Verlauf der Arterien Unterschiede. Die Arteria carotis communis durchstösst bei *Ospia* das Parasphenoid in der Region der hinteren Processus ascendentes. Bei *Broughia* tritt diese Arterie zwischen dem hinteren und dem vorderen Processus ascendens hindurch, um ins Neurocranium einzutreten. Die Aufzweigung der Arteria carotis communis in die Arteria carotis externa und die Arteria carotis interna kann unterhalb, am oder oberhalb des Parasphenoides erfolgen.

Nach E. NIELSEN (1942) ist der Processus ascendens posterior im allgemeinen vorhanden. Er liegt in der Verlängerung des Spiracularkanals und der Hypophysengrube. Im Gegensatz dazu ist der vordere Seitenfortsatz nicht immer entwickelt: Er entsteht im Zusammenhang mit dem Processus basipterygoideus, der bei einzelnen Actinopterygiern wie *Birgeria*, *Saurichthys* und den Stören fehlen kann.

Auf Fig. 6, 7 sind Parasphenoide verschiedener Actinopterygier sowie von *Birgeria* mit dem dazugehörigen Arteria carotis-System aufgeführt.

Embryologisch geht das Parasphenoid bei *Amia* aus einem vorderen unpaaren und zwei hinteren Primordien hervor.

Diskussion und Vergleiche (Fig. 8)

Das Parasphenoid des Exemplars von Val Porina stimmt, was Umrissform, zentral verlaufenden Kamm, Ausstrahlungslinien sowie Lage des Ossifikationszentrums anbetrifft, mit *B. groenlandica* (E. NIELSEN, 1949) überein. Allerdings fehlt *B. groenlandica* das Feld im vorderen Abschnitt, welches von Leisten umgeben ist und Tuberculi besitzt, was vom Erhaltungszustand abhängen könnte.

Beim Exemplar von Val Porina liegen die seitlichen Fortsätze in der Mitte des Parasphenoides, bei der grönländischen Art etwas weiter hinten. Bei *Birgeria groenlan-*

dica ist die Einbuchtung zwischen Processus ascendens und Vorderschenkel nicht so ausgesprochen. Es fehlen auch die für das Exemplar von Val Porina typischen kammartigen Erhebungen am Processus ascendens. Im grossen und ganzen ist das Parasphenoid breiter und verhältnismässig kürzer als bei *B. groenlandica*.

Wegen seiner mangelhaften Erhaltung ist das Parasphenoid von *B. mougeoti* (E. STENSIÖ, 1921) für Vergleiche ungeeignet. Die Processus ascendentes liegen in der Mitte. In dieser Hinsicht stimmt es mit dem Exemplar von Val Porina überein (Fig. 8).

MITTELTRIAS

OBERE UNTERTRIAS

UNTERTRIAS

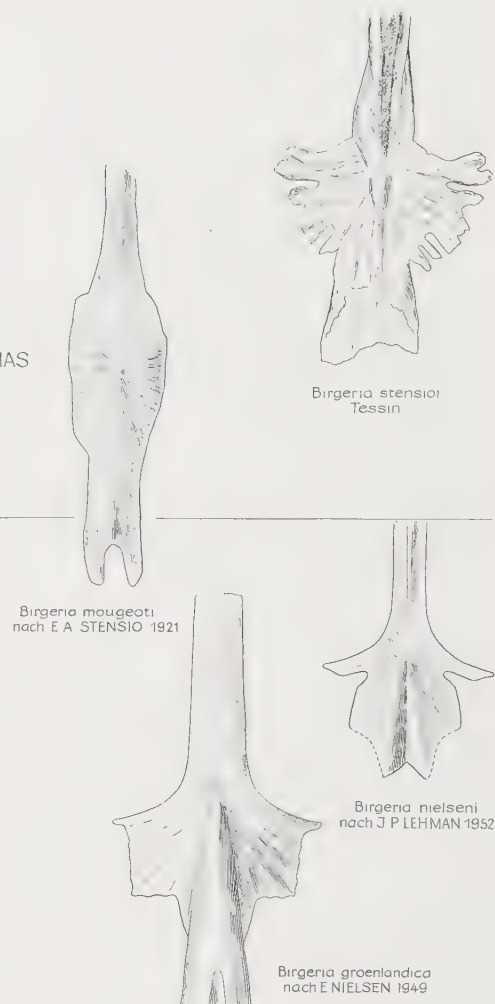


Fig. 8
Parasphenoide verschiedener *Birgeria*-Arten.

Der vordere Abschnitt des Parasphenoides von *B. nielsen* (J. P. LEHMAN, 1952) unterscheidet sich nur in geringem Ausmass von dem der anderen *Birgeria*-Arten. Die schmalen, keilförmigen Seitenfortsätze heben sich im Gegensatz zu denen anderer Arten deutlich vom Zentralteil ab. Der mittlere Teil ist ziemlich breit und geht allmählich in den etwas schmäleren hinteren Schenkel über, der im Vergleich zu den anderen *Birgeria*-Arten bedeutend kürzer ist. Diesbezüglich steht diese Art *Palaeoniscus* (H. ALDINGER, 1937) und *Pteronisculus* (J. P. LEHMAN, 1952) nahe. Ihr sehr kurzes Parasphenoid ist durch einen unbedeutenden

hinteren Abschnitt charakterisiert, während sich der vordere Schenkel kaum von dem der übrigen *Birgeria*-Arten unterscheidet. Wie oben erwähnt, treten bei *Palaeoniscus* und *Pteronisculus* zwei Paar seitlicher Fortsätze auf. Damit zeigt *B. nielsenii* ein ursprüngliches Verhalten. Im Laufe der phylogenetischen Entwicklung innerhalb der Gattung *Birgeria* verlängert sich der hintere Schenkel, um bei den Formen aus der mittleren Trias die Länge des vorderen Schenkels zu erreichen, wobei der Processus ascendens nach vorne rückt. Der vordere Abschnitt bleibt dabei unverändert.

Als eine Weiterentwicklung des Parasphenoides von *Birgeria* ist das Parasphenoid der Störe (*Acipenser*, W. K. PARKER, 1882, Pl. 16, 3; *Polyodon*, T. W. BRIDGE, 1878, p. 692, Pl. 55, 2, Pl. 56, 4) anzusehen. Durch die extreme Verlängerung des hinteren Abschnittes bei *Acipenser* und *Polyodon* erscheint der vordere Schenkel bedeutend kürzer. Im hinteren Abschnitt greift ein tiefer Schlitz gegen das Knochenzentrum vor.

Von den ursprünglichen Palaeonisciden über Zwischenformen wie *Birgeria* zu den hochspezialisierten Stören zeichnet sich also am Parasphenoid folgende Entwicklung ab:

1. Der hintere Abschnitt wird verlängert, bis es das Neurocranium in seiner ganzen hinteren Region vollständig unterlagert.
2. Infolge Reduktion des Processus basiptyergoideus am Neurocranium verschwindet der kleine Processus ascendens anterior.
3. Der hintere Seitenfortsatz kann reduziert oder ganz in das Parasphenoid einbezogen werden (bei *Errollichthys* J. P. LEHMAN, 1952).
4. Bei den Stören vergrößert sich der terminale Schlitz, der den Aortenkanal aufnimmt, infolge extremer Verlängerung des hinteren Abschnittes.

Was Gestalt und Ausbildung des Neurocraniums und Parasphenoides anbetrifft, nimmt *Birgeria* eine Zwischenstellung zwischen ursprünglichen Palaeonisciformes und den spezialisierten Stören ein.

Nach E. NIELSEN (1949) erreicht das Parasphenoid eine rostrocaudale Ausdehnung, die der Länge des ganzen Neurocraniums entspricht. Vorn endet es unter dem verknöcherten Teil der Ethmoidalregion und stösst hinten bis zum Ende der Occipitalregion vor. Das Knochenzentrum liegt in der Mitte der Längerstreckung ventral der Fossa hypophyseos.

Der vorderste der kleinen Fortsätze des Processus ascendens tritt in den Spiracularkanal ein. Er durchmisst den Kanal in der ganzen Länge im spiracularen Abschnitt der Fossa bridgei und endet dorsal, wie E. NIELSEN (1942, p. 111; 1949, p. 211) annimmt, ohne sich mit dem Schädeldach zu verbinden. Die äusserste Spitze des Processus ascendens zieht gegen das Autosphenoticum. Man nimmt an, dass der Jugulo-hyoideomandibularkanal sich zwischen dem Processus ascendens und dem Prootico-opisthoticum erstreckt. Dorsal und ventral dieses Kanals liegen die Seitenfortsätze an der lateralen Fläche des Prootico-opisthoticum auf. Der Processus ascendens muss wahrscheinlich mit dem unverknöcherten Teil des Neurocraniums verbunden sein, der zwischen dem Prootico-opisthoticum

oticum und dem Sphenoid liegt. Damit wird die äussere Begrenzung des hinteren Myodoms und der Trigeminafacialiskammer erheblich verstärkt und abgestützt.

Der Schlitz am Caudalende des hinteren Schenkels nimmt den Aortenkanal auf. Die beim Tessiner Exemplar an der Spitze des Seitenfortsatzes beschriebenen Einbuchtungen gehören zum Spiracularsystem. Die am Übergang des seitlichen Fortsatzes und des hinteren Schenkels liegende schmale Einkerbung ist die Austrittsstelle des Nervus IX.

2. Der Opercularapparat

a) Die Praeopercula (pop, Fig. 9)

Es sind beide Praeopercula erhalten. Das mit der Aussenseite mit Oberflächenskulpturen dem Betrachter zugewandte linke Praeoperculum liegt isoliert vor dem Vorderende des rechten Ober- und Unterkiefers, nicht weit vom dermalen Schädeldach entfernt. Das rechte Praeoperculum schliesst sich mit dem Dorsalrand an das Dermometapterygoid und mit dem ventralen Rand an den postorbitalen Teil des rechten Maxillare an, liegt also in natürlicher Position vor.

Das Praeoperculum besteht aus einem vorderen, dorsalen, und einem hinteren, ventralen Schenkel, welche in einem stumpfen Winkel zusammentreffen. Vom Vorderende her nimmt der vordere Schenkel gegen hinten allmählich an Breite ab, bis diese nur noch ein Drittel der vorderen Breite beträgt. Der hintere Schenkel ist im mittleren Abschnitt am breitesten.

Die Umrisse beider Praeopercula sind nur unvollständig erhalten. Bringt man das linke Praeoperculum mit dem rechten zur Deckung, so lässt sich feststellen, dass beim rechten Praeoperculum am Vorderschenkel beim ventral

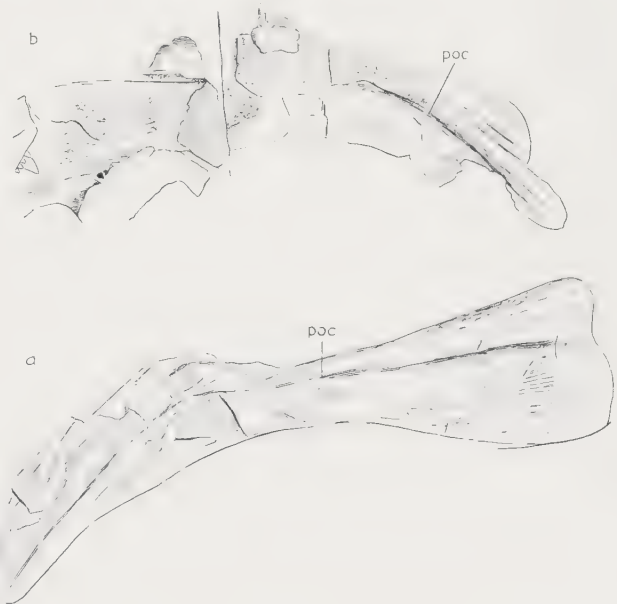


Fig. 9

Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).

a: rechtes, b: linkes Praeoperculum (pop), poc: praepercularer Sinneskanal. $\frac{3}{5} \times$ nat. Gr.

zum Sinneskanal gelegenen Teil Partien fehlen, während am ganzen linken Praeoperculum vor allem vorn und hinten Abschnitte der Regionen weggebrochen sind, die dorsal vom Sinneskanal liegen. Am hinteren Teil des ventralen Abschnittes fehlen dorsale und ventrale Partien.

Das rechte Praeoperculum ist im Bereich des vorderen Schenkels muldenartig eingetieft. Es zeigt die Aussenfläche, da man den Sinneskanal sieht. An seinem Vorderrand beobachtet man eine kleinere dorsale und eine grössere ventrale Ausbuchtung. Der Dorsalrand verläuft bis zur Knickstelle gerade und weist dort eine Einbuchtung auf. Nach einer weiteren kleinen Einbuchtung zieht er geradlinig an das caudale Ende, um dort umzubiegen. Der Ventralrand verläuft ebenfalls geradlinig zur Knickstelle und nähert sich dort dem Dorsalrand, um dann in einem dorsal gerichteten Bogen zum Hinterende zu ziehen. Vom Vorderende zieht der praeoperculare Sinneskanal (poc) als Grube in geradem Verlauf zum Ossifikationszentrum an der Knickstelle und tritt nach einer S-Krümmung in den ventralen Schenkel über, um auf kürzestem Wege das hintere Ende zu erreichen. Im Bereiche der S-Krümmung und im Ventralschenkel durchziehen zahlreiche Querfrakturen das Praeoperculum und lassen in diesen Partien den Sinneskanal nur undeutlich erkennen. Dieser Kanal teilt den vorderen Schenkel in einen grösseren ventralen und einen kleineren dorsalen Abschnitt.

Rinnenartige Vertiefungen ziehen vom Vorderrand in den Bereich der Knickstelle, wo sie gegen das Ausstrahlungszentrum konvergieren. Da der ventrale Schenkel von Querfrakturen durchsetzt und von zahlreichen Knochensplittern bedeckt ist, können Feinstrukturen dort nicht ermittelt werden.

Das linke Praeoperculum besitzt im Gegensatz zum rechten Praeoperculum noch seine warzenartigen Oberflächenstrukturen. Auf seiner ganzen Länge behält der Knochen etwa dieselbe Breite bei und fällt durch seine leichte Knickung auf. Die gebogenen und geraden Ränder, die den Knochen umgrenzen, sind zum grössten Teil Frakturen.

Ein System von kräftigen Leisten durchzieht den hinteren Schenkel in der Längsrichtung. Ein System lässt sich vom hinteren ventralen Ende zum Dorsalrand in die Region der Umknickung verfolgen und durchquert den Knochenabschnitt etwas schräg zu seinen Längsrändern. Ein zweites Leistensystem zweigt etwa auf mittlerer Höhe vom ersten ab und verläuft parallel zum Ventralrand, um den Dorsalrand etwas vor dem Knochenende zu erreichen. Die anfangs erwähnten Leisten schneiden aus dem Knochen eine ventral gelegene glatte Fläche heraus, der Feinstrukturen fehlen. Sie hat die Form eines stumpfwinklig gleichschenkligen Dreiecks, dessen stumpfer Winkel der Ventralseite zugewandt ist. Diese Fläche reicht mit einem schmalen Fortsatz (Dreieckspitze) in die ventrale Zone des Vorderschenkels hinein. Diese Leisten begrenzen ferner eine auf der dorsalen Partie des hinteren Schenkels gelegene glatte Fläche in Form eines stumpfwinkligen Dreiecks.

Der vordere Schenkel besteht aus einem dorsalen kleineren Abschnitt mit feinen Oberflächenstrukturen und einem ventralen grösseren Teil, der wohl wegen mangelhafter Erhaltung diese Strukturen nicht zeigt. Vom Vorderrand

sowie von den Seitenrändern her ziehen und konvergieren Ausstrahlungslinien gegen die Knickung, wo das Ossifikationszentrum liegt. Am Vorderende ist im ventralen Bereich ein kleines Stück der obersten Schicht weggebrochen. Hier treten die Ausstrahlungslinien feiner und deutlicher hervor. In den anschliessenden Partien überdecken warzenartige Strukturen die Ausstrahlungselemente. Dieser strukturierte Teil nimmt in den vorderen Partien des Schenkels den grössten Teil ein und verschmälert sich caudalwärts deutlich. Er ist im Bereich des hinteren Schenkels nur noch als langer, spitz auslaufender Fortsatz erkennbar und endet in der Mitte dieses Knochenabschnittes. An der Knickung reicht er noch bis an den Dorsalrand und ventral grenzen ihn die oben erwähnten Leisten vom unstrukturierten Teil ab. Der praeoperculare Sinneskanal (poc) läuft im hinteren Schenkel im Bereich des unstrukturierten Teils den Leisten entlang und tritt an der Knickstelle in den strukturierten dorsalen Schenkel ein, wo sein Verlauf nicht mehr eindeutig zu verfolgen ist. Er durchquert den vorderen Schenkel in seiner Längsrichtung und läuft bis zum Vorderende dem Dorsalrand parallel.

Nach E. NIELSEN (1949, pp. 235/236) überdeckt das hintere Suborbitale die vordere, leicht konkave Begrenzung des vorderen Schenkels mit Ausnahme des dorsalsten Bereiches. Das Maxillare überdeckt den ventralen geraden Rand. Der leicht konvexe dorsale Rand überdeckt den anteroventralen Rand des Operculums. Am hinteren Schenkel hat der kurze, gerade Ventralrand keine Verbindung mit anderen Dermalknochen, während der gerade, vordere Rand vom Maxillare überdeckt wird. Die mediale Seite des anterodorsalen Schenkels steht mit dem mittleren Abschnitt des Dorsalendes des Dermometapterygoides in Verbindung und hing möglicherweise auch mit dem Dorsalrand der unverknöcherten Pars metapterygoidea zusammen.

b) *Die Opercula* (op, Fig. 10)

Beide Opercula liegen zwischen dem linken Cleithrum und den beiden Unterkieferhälften.

Das vollständig erhaltene rechte Operculum ist in seiner caudalen Partie am breitesten. Es hat annähernd die Form eines rechtwinkligen Dreiecks. Der lange, ventrale Rand ist im hinteren und mittleren Abschnitt gegen das Knocheninnere eingebogen. Der kurze hintere Rand bildet mit ihm ein spitz auslaufendes, schnabelförmiges Ende. Dorsalrand und hinterer Rand gehen in einem Bogen ineinander über. Der etwas längere Dorsalrand verläuft bis zum Vorderende gerade, um dort mit dem Ventralrand in einem stumpfen, abgerundeten Ende zusammenzutreffen. Da diese Ränder nur leicht konvergieren, ist der vordere Teil lang ausgezogen. Parallel zu den Rändern verläuft eine Erhöhung.

Fast auf dem ganzen Operculum zeigen sich warzenartige Oberflächenstrukturen. Dem Betrachter ist also die Aussenseite des Knochens zugewandt. Vom Dorsal- und Ventralrand aus ziehen feine Rillen etwas schräg zur Längsrichtung des Knochens in den cranialen, lang ausgezogenen Abschnitt hinein, wo das Ossifikationszentrum liegt.

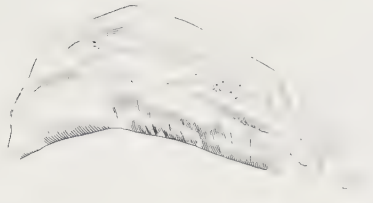


Fig. 10
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).
Rechtes Operculum (op). Nat. Gr.

Vom linken Operculum ist nur das schnabelförmige, caudale Ende zu sehen, da es zum grössten Teil vom rechten Operculum und weiteren Knochen überdeckt ist. Der anteroventrale Rand des Operculums wird nach E. NIELSEN (1949, p. 247) mit Ausnahme des hintersten Teils vom anteroventralen Rand des Praeoperculum überdeckt. Der Dorsalrand ist durch einen schmalen Zwischenraum vom seitlichen Rand des Supratemporale und Posttemporale getrennt, und der hintere Dorsalrand überdeckt mit dem anteroventralen Rand die dorsale Hälfte des Supracleithrums.

c) Die Subopercula (sop, Fig. 1, 2, 4, 5)

Das bei *Birgeria* stark zerschlitzte Suboperculum setzt sich aus einer Reihe keilförmiger, langer Knochen zusammen.

Am Exemplar von Val Porina sind seine Teile nur mangelhaft erhalten. Das grosse rechte Suboperculum 1 liegt neben dem Parasphenoid. Es ist ein massiver Keil mit der grössten Breite am dorsalen Ende. Die Breite nimmt ventralwärts etwas ab, bleibt dann eine Strecke weit gleich, wonach der Knochen spitz ausläuft. Das stumpfe, abgerundete Ende besitzt die grösste Dicke. Hier ragt der Knochen bis zu 3 mm aus dem Gestein heraus. Die Wölbung entspricht der Aussenseite. Im mittleren Teil sieht man eine gegen den einen Längsrand deutlich abgesetzte, gegen den anderen Rand weniger hervortretende Leiste. Sie durchzieht den Knochen in der Mitte seiner Länge und lässt sich bis gegen das spitze Ende verfolgen. Am stumpfen Ende wird der Knochen von parallel angeordneten Leisten durchzogen. Eine schräg verlaufende Rille beginnt am breiten Ende nahe dem hinteren, langen Rand und nähert sich dorsalwärts der breiten, oben erwähnten Leiste.

Die anderen Elemente des Suboperculum liegen unregelmässig im Raum zwischen dem dermalen Schädeldach, Parasphenoid, Ectopterygoid und Praeoperculum (Fig. 1, 2). Die Subopercula 2 und 3 sind ebenfalls keilförmig, jedoch gegen die Unterlage gewölbt. Ihre spitzen Enden sind meist weggebrochen. Die beiden Längsränder biegen gegen das stumpfe Ende schwach ab. Rinnensysteme verlaufen der Längsrichtung des Knochens parallel. Das Suboperculum 4 ist keulenförmig und zeigt dem Betrachter seine Wölbung. Am unteren Ende finden sich spitze Zacken, von denen mehrere parallel verlaufende Rillen entspringen und in der Mitte des Knochens enden. Das spitze Ende ist beim linken Exemplar abgebrochen und wird beim rechten Exemplar vom Posttemporale überdeckt.

Diskussion und Vergleiche

Das Operculum von *B. nielseni* (J. P. LEHMAN, 1952) stimmt mit dem Umriss des Operculums von *B. groenlandica* (E. NIELSEN, 1949) überein. Beide zeigen ein im Vergleich zum Operculum des Exemplars von Val Porina länger ausgezogenes, caudales Ende.

Die Form des Praeoperculum ist vom Umriss des post-orbitalen Teiles des Maxillare abhängig. Die Knickung des Praeoperculum ist bei *B. groenlandica* und *B. nielseni* intensiver ausgebildet als am Exemplar von Val Porina und bei *B. acuminata* (A. BONI, 1937). Sie nimmt also im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung etwas ab, was mit der zunehmenden Schiefe des Aufhängeapparates zusammenhängt (H. ALDINGER, 1937).

Sonst besitzen die Palaeonisciden ein mit *Birgeria* übereinstimmendes Praeoperculum. Die Knickung ist bei ursprünglichen Palaeonisciden wie *Cheirolepis* (J. P. LEHMAN, 1947, pp. 13-17) und *Pteronisculus* (J. P. LEHMAN, 1952, pp. 49, 51, 54-56) gering ausgebildet. *Coccocephalus* (D. M. S. WATSON, 1925, pp. 826-830) und *Palaeoniscus* (H. ALDINGER, 1937) zeigen dagegen eine starke Knickung. Ursprüngliche Palaeonisciden wie *Cheirolepis* und *Pteronisculus* besitzen im Gebiet des Kiemenapparates noch zusätzliche Knochen (Dermohyale, Epipraeoperculum, Antoperculum), die höher evoluierten Formen wie *Palaeoniscus* und *Birgeria* fehlen.

Normalerweise besitzen die Palaeonisciden ein grosses Operculum. (Ausnahme: *Nematoptychius* B. G. GARDINER, 1963, und andere). Auffällig ist das relativ schmale Operculum von *Birgeria*. Bei den Stören (*Chondrosteus*, E. HENNIG, 1925; *Acipenser*, *Polyodon*) ist es noch stärker reduziert oder fehlt. Das Praeoperculum des Störs ist in eine Reihe isolierter Knochenelemente aufgegliedert, die den Sinneskanal aufnehmen. H. ALDINGER (1937, pp. 366, 367) schreibt der Reduktion des Operculums funktionelle Bedeutung zu. Nach ihm hängt sie mit der Stellung des Hyomandibulare zusammen. Es liegt bei *Acipenser* schief nach hinten und bei *Polyodon* horizontal. Dadurch ist für das Operculum kein Platz mehr vorhanden. Bei allen Palaeonisciden mit schiefem Suspensorium ist das Operculum schmal. Nimmt die schiefe Lage des Aufhängeapparates zu, kann das Operculum reduziert werden oder gar verschwinden. Dann rückt das ventral gelegene Suboperculum, das mit dem ventralen Ende des Hyomandibulare verbunden ist, in die Höhe und vergrössert sich. Deshalb ist nach H. ALDINGER anzunehmen, dass die Störe von Palaeonisciden mit schiefem Suspensorium und niederem Palatoquadrum sowie niederem Unterkiefer abstammen. Der Kiefer von *Polyodon* zeigt diese Verhältnisse, während *Chondrosteus* und *Acipenser* reduzierte Kiefer besitzen. Diesbezüglich steht *Birgeria* *Polyodon* näher als *Acipenser* und *Chondrosteus*.

Eine Besonderheit bei *Birgeria* ist das in zahlreiche Keile aufgelöste Suboperculum, eine Eigenheit, die an *Polyodon* erinnert, wo das Suboperculum (das «Operculum») kammartige Fortsätze trägt, die über die Knochenplatte hinausragen.

3. Die Verknöcherungen des Hyoidbogens

a) *Die Hyomandibularia* (hm, Fig. 11)

Es ist nur das rechte Hyomandibulare erhalten, das zwischen dem Ectopterygoid, dem Dermometapterygoid und dem rechten Cleithrum liegt. Wie das Praeoperculum besteht es aus zwei Schenkeln, die in einem stumpfen Winkel aneinanderstossen, wobei der vordere etwas länger ist. Der Dorsalrand biegt stärker um als der Ventralrand. An der Knickstelle ist das Hyomandibulare deshalb nicht eingeeengt, sondern zeigt hier die grösste Breite. Cranialwärts verschmälert sich der vordere Schenkel, nimmt jedoch am Vorderende wieder etwas an Breite zu. Ventral und dorsal ziehen je eine Leiste vom vorderen Ende über den Bereich der Knickung in den hinteren Schenkel bis an sein caudales Ende. Sie sind an beiden Enden des Hyomandibulare am schmalsten und verbreitern sich gegen die Umbiegungsstelle, ohne zusammenzutreffen. Bei der ventralen Leiste ist dies stärker ausgeprägt als an der dorsalen Leiste. Diese Strukturen umgeben so im Zentralbereich eine tiefe Rinne, die sich gegen das vordere und das hintere Ende in eine weniger tief eingelassene, breite Fläche ausweitet. Die Rinne nimmt nach E. NIELSEN (1949) den Truncus hyomandibularis auf. Der Betrachter sieht deshalb die Innenseite des Hyomandibulare. Der dorsale Schenkel ist etwas dünner als der ventrale.

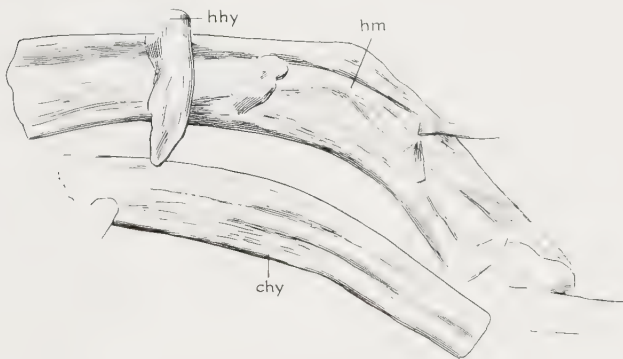


Fig. 11
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina). Rechtes Hyomandibulare (hm), Ceratohyale (chy), Hypohyale (hhy). Nat. Gr.

Im Zentralbereich der Knickung liegt das Ossifikationszentrum. Auf der von beiden Leisten eingeschlossenen Fläche sieht man feine Rinnen, die vom Vorderende gegen das Knochenzentrum etwas konvergieren. Auf den beiden Leisten sind diese Rinnen nicht so deutlich sichtbar.

Nach E. NIELSEN (1949, p. 245) steht das proximale Ende des Hyomandibulare mit der Gelenkgrube der äusseren Seite der otischen Region des Neurocraniums in Verbindung und erstreckt sich von hier aus rückwärts und nach unten, wo sein ventrales Ende hinter der Pars quadrata liegt.

b) *Die Ceratohyale* (?) (chy, Fig. 11)

Neben dem Hyomandibulare liegt ein schmaler, leicht gebogener Knochen von konstanter Breite. Es könnte sich um ein Ceratohyale handeln. Von einem Ende aus verlaufen

den Längsrändern entlang zwei parallele Rinnen gegen die Knochenmitte, wo sie verflachen. Eine von ihnen nähert sich dem Ventralrand, bevor sie das Knochenende erreicht, während die andere parallel dem Längsrand entlangzieht. Es ist schwierig, diesen Knochen zu orientieren oder einem System zuzuordnen.

c) *Die Hypohyale* (?) (hhy, Fig. 11)

Auf dem Hyomandibulare liegt ein kleiner linsenförmiger Knochen, dessen Partner sich in der Nähe des rechten Cleithrums befindet. Durch eine marginal verlaufende Grube erscheint bei dem einen Exemplar der Zentralteil gewölbt, während beim anderen an Stelle der Wölbung eine Mulde auftritt. Bei beiden Knochen ist ein Ende zugespitzt. Ziemlich sicher liegen hier die Hypohyale vor.

4. Verknöcherungen der Kiemenbögen

a) *Die Epibranchialia* (ebr, Fig. 12)

Es sind zwei Epibranchialia erhalten. Eines liegt am linken Praeoperculum, das andere zwischen dem rechten und linken Oberkiefer. Sie sind am oberen Ende gabelig verzweigt. Etwas vor dieser Verzweigung zeigen sie die geringste, am anderen Ende die grösste Breite. Im Bereich der Aufspaltung besitzen sie ihre maximale Dicke. Von hier aus ziehen beidseitig je eine Leiste gegen die Seitenränder, um sich mit ihnen am unverzweigten Ende zu vereinen. Am verzweigten Ende ziehen sie in die dorsalen Fortsätze hinein. Von beiden Fortsätzen aus strahlen Linien gegen die Abzweigungsstelle. Der im unverzweigten Teil liegende, von beiden Leisten eingeschlossene Flächenabschnitt zeigt feine Rillen, die gegen die Gabelung konvergieren. Hier muss das Ausstrahlungszentrum liegen.



Fig. 12
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina). Epibranchialia (ebr). Nat. Gr.

b) *Die Ceratobranchialia* (cbr, Fig. 1, 2)

Es handelt sich um drei extrem lange, flache Knochen, die an einem Ende etwas abgebogen sind. Im Mittelteil sind sie gewölbt. Sie liegen zwischen den hinteren Abschnitten der beiden Unterkiefer und den Opercula. Vom rechten Maxillare zieht ein zirka 1 cm breiter und über 10 cm langer balkenartiger Knochen unter dem ventralen Schenkel des rechten Praeoperculums und unter dem rechten Supracleithrum durch und lässt sich nicht mehr weiter verfolgen. Entweder ist es ein Teil eines Epibranchiale, oder er gehört ebenfalls zu den Ceratobranchialia.

c) *Die Branchiostegalreihen (Radii branchiostegii)*
(rbr, Fig. 1, 2)

Die Branchiostegalreihen werden durch kleine, kurze, sehr dünne Knochen repräsentiert, welche sich zwischen den beiden Unterkiefern in zwei Reihen anordnen. Die Elemente jeder Reihe liegen parallel und verlaufen in schräger Richtung von innen nach vorn aussen. Die meisten dieser bandförmigen Elemente besitzen am stumpfen Ende ihre maximale Breite und laufen gegen das Vorderende spitz aus. Zahlreiche Leisten durchziehen diese Knochen in der Längsrichtung. Es sind zirka 14 unvollständig erhaltene Elemente festzustellen, doch müssen noch weitere vorliegen, die sich der Beobachtung entziehen. Sie sind beim Exemplar von Val Porina zahlreicher als bei *B. groenlandica* (E. NIELSEN, 1949, p. 248).

d) *Die Symplectica* (sym, Fig. 1, 2)

Ein Symplecticum liegt neben dem linken Cleithrum. Es ist ein etwa rechteckiger, breiter, kurzer Knochen. Durch eingebuchtete Längsränder ist er etwas eingeschnürt. Parallel zu den Längsrändern ziehen beiderseits breite Leisten, die eine vertiefte Fläche einschliessen. Auf den Leisten und der Fläche treten feine längsziehende Rillen hervor.

E. NIELSEN (1949, p. 246) konnte das Symplecticum nur bei wenigen Exemplaren beobachten. Der kleine Knochen, dorsal und ventral von Knorpel überdeckt, liegt zwischen dem ventralen Ende des Hyomandibulare und dem Processus articularis. Das Ausmass der knorpeligen Enden des Symplecticums und Hyomandibulare sind unbekannt. Auch E. NIELSEN konnte die genaue Form des Symplecticums auf Grund seines Materials nicht ermitteln. Er nimmt an, dass die anterodorsalen Ecken des Knochens als deutliche Facetten entwickelt waren und als Insertionsstellen für eine ligamentöse Verbindung zwischen Symplecticum und Pars quadrata dienten.

Diskussion und Vergleiche

Ein Urohyale hat J. P. LEHMAN (1952, p. 105–106) von *B. nielseni* beschrieben. E. STENSIÖ (1921, pp. 184–185, Fig. 65, 66) gab Figuren und eine Beschreibung von der Anordnung der Kiemenbogenelemente bei *B. mougeoti*:

Die gegen die Copulae etwas abgebogenen Hypobranchialia werden ventral schmaler. Die langen, schmalen Ceratobranchialia schliessen an die ebenfalls langen Epibranchialia an. Sie sind im vorderen Bereich dorsal mit zwei kurzen Fortsätzen versehen, während das hintere kleine Epibranchiale die Gabelung nicht zeigt. Ausser einem einzigen Infrapharyngobranchiale in Form eines kurzen Balkens sind die übrigen dieser Kiemenbogenabschnitte nicht erhalten. Sie waren wahrscheinlich nur knorpelig entwickelt. Die ventralen Enden der Kiemenbögen werden durch die in einer Reihe angeordneten, leicht sanduhrförmigen, relativ kurzen Copulae zusammengehalten. Die einzelnen verknöcherten Copulae waren durch Knorpel verbunden.

Das Auftreten von nur einem Infrapharyngobranchiale und das Fehlen von Hypobranchiale IV zeigen, dass am

Kiemenapparat von *Birgeria* nicht mehr alle Teile verknöcherten. Diese Entwicklungstendenz ist bei *Acipenser* (W. K. PARKER, 1882, Pl. 18) weitergeführt. Ein besonders extremes Verhalten zeigt *Polyodon* (T. W. BRIDGE, 1878, Pl. 57). Hier verknöchern an den einzelnen Elementen der Kiemenbögen nur noch die mittleren Partien, während die Enden zeitlebens knorpelig bleiben. Vollkommen verknöchert ist das Kiemenskelett des ursprünglichen Palaeonisciden *Pteronisculus* (E. NIELSEN, 1942).

Das Hyomandibulare des Exemplars von Val Porina zeigt, wenn wir die Feinstrukturen ins Auge fassen, mit den anderen Arten (*B. groenlandica*, E. NIELSEN, 1949; *B. nielseni*, J. P. LEHMAN, 1952) gute Übereinstimmung. Am Exemplar von Val Porina ist die Knickung etwas schwächer entwickelt als bei anderen Formen. Ähnlich wie das Exemplar von Val Porina verhält sich diesbezüglich *B. nielseni* (J. P. LEHMAN, 1952, p. 105). Wegen seines mangelhaften Erhaltungszustandes kann das Hyomandibulare von *B. mougeoti* nicht zu Vergleichen herangezogen werden (E. STENSIÖ, 1932, p. 105).

Das den Verhältnissen bei *Birgeria* ähnliche Hyomandibulare von *Pteronisculus* (J. P. LEHMAN, 1952, pp. 64–65) zeigt am Dorsalrand im Bereiche der Knickung einen kleinen Fortsatz (Processus opercularis), der bei *Boreosomus* (J. P. LEHMAN, 1952, pp. 86, 89) besonders gross ist. Somit verhält sich das Hyomandibulare von *Birgeria* bezüglich des Umrisses gleich wie dasjenige ursprünglicher Palaeonisciden. Das Fehlen eines Processus opercularis ist ein charakteristisches Merkmal von *Birgeria* und der Störe. Nach H. ALDINGER (1937, pp. 335–336) hängt die Ausbildung eines Processus opercularis mit der Anordnung der Knochen zusammen, die das Öffnen und Schliessen der Kiemenhöhle besorgen. Bei den Palaeonisciden liegt dieser Fortsatz weit von der anterodorsalen Ecke des Operculums entfernt. Die Abduktion durch einen Musculus dilatator operculi kann deshalb nur gering gewesen sein. Man nimmt an, dass bei den Palaeonisciformes das Öffnen und Schliessen des Kiemenraumes nur zum kleinen Teil durch spezielle Muskeln erfolgte. Diese Arbeit übernahm zur Hauptsache das Hyomandibulare. Es drückt mit dem Processus opercularis gegen das Operculum und mit seinem ventralen Ende gegen das Suboperculum. So ermöglicht es die Bewegungen des Opercularapparates in ähnlicher Weise wie der Opercularknopf von *Acipenser*, der mit dem Operculum gelenkt. Das mit dem Symplecticum verbundene Hyomandibulare kann nur kleine Bewegungen ausführen. Das Palatoquadratum macht die Bewegungen des Hyomandibulare mit. Die Ausbildung und Umgebung des Hyomandibulare bestimmt die Form des Praeoperculum. Sie zieht zusätzlich eine Gliederung der Deckknochen nach sich und widerspiegelt sich in der wachsenden Zahl und Anordnung der Antopercula²⁾.

²⁾ Für die Bewegungen des Palatoquadratus bei Palaeonisciformes dient wahrscheinlich der Proc. basipterygoideus und seine äussere Wand, der Proc. ascendens des Parasphenoides als Gleitbahn und zur Führung des Palatoquadratus, ähnlich wie die palatobasale Artikulation bei rezenten Stören. Diese Bewegungen beeinflussen die Deckknochen des Exoskelettes (Praeoperculum, Operculum) und bestimmen auch deren Form.

5. Die Dermalknochen der Orbitaregion

Zahlreiche Knochen der postorbitalen Serie, der Suborbitalia, Supraorbitalia sowie Lacrimalia liegen in einer Ansammlung von Fragmenten zwischen dem dermalen Schädeldach, dem rechten Ober- und Unterkiefer und dem rechten Praeoperculum.

a) Die Suborbitalia (sbo, Fig. 1, 2, 13)

Einzelne Suborbitalia sind zwischen dem rechten Ober- und Unterkiefer isoliert erhalten. Das lange und schmale Suborbitale 1 (sbo 1) mit einem stumpfen und einem spitzen Ende ist leicht gebogen. Parallel zur Längserstreckung orientierte Rillen durchziehen den Knochen, dessen Ränder leicht gewellt sind. Im schmalen Bereich an der Umbiegestelle liegt das Ausstrahlungszentrum. Das Suborbitale 2 (sbo 2) ist ein langer, schmaler Keil mit leicht gewellten Rändern. Sein stumpfes Ende liegt unter anderen Knochen. Auch hier durchziehen feine Rillen den Knochen in seiner Längsrichtung. Wahrscheinlich zu den Suborbitalia gehört ein in Form eines halbkreisförmigen Ringes gestalteter Knochen (sbo 3) mit einer in seiner ganzen Länge auftretenden Grube. Es könnte auch ein zum Sclerotalring gehörendes Element vorliegen.



Fig. 13
Birgeria stensioi ALDINGER (Exemplar von Val Porina). Suborbitale 1 (sbo 1), Suborbitale 3 (sbo 3) oder Sclerotalring. (ebr: Epibranchiale). Nat. Gr.

b) Die Jugalia (j, Fig. 1, 2)

Das Jugale hat die Form eines gleichschenkligen Trapezes. Die Basislinie sowie ein Schenkelrand sind gegen die Spitze eingebuchtet und zeigen ein schnabelförmiges Ende. Parallel zum Dorsalrand und nicht weit von diesem entfernt durchläuft der Sinneskanal als untiefe Rinne das Jugale von einem Schenkelrand zum andern. Etwas vor seiner Mitte liegt in dieser Rinne das Ausstrahlungszentrum. Die dazugehörigen Linien sind undeutlich. Das möglicherweise nur fragmentarisch erhaltene Jugale liegt isoliert am rechten Rand des dermalen Schädeldaches.

c) Die Antorbitalia (ant)

Von einem Antorbitale ist nur ein Teil sichtbar, da es von anderen Knochen überdeckt ist. Es besitzt etwa die Form eines gleichschenkligen, leicht stumpfwinkligen Dreiecks mit zwei abgerundeten Enden. Parallel zum einen Schenkel zieht die untiefe, breite Rinne für den infraorbitalen Sinneskanal, der sich auf dem Jugale weiterverfolgen lässt.

6. Das dermale Schädeldach

Das ursprünglich gut erhaltene dermale Schädeldach zeigt seine Oberseite. Die Beziehungen der Knochen untereinander sind, abgesehen von einzelnen orbitalen Elementen, wenig gestört.

Die Knochen haben sich zum Teil aus dem ursprünglichen Verband gelöst und sind etwas nach vorn geschoben worden. Überall dort, wo die typischen Oberflächenstrukturen der Dermalknochen auftreten, sieht man die Ausstrahlungslinien und das dazu gehörige Zentrum nicht oder nur undeutlich.

a) Das Postrostrale (ptr, Fig. 2, 14, 15, 16)

Das Postrostrale besitzt einen schildförmigen Umriss. Sein Vorderrand, der mit einer cranialwärts gerichteten Krümmung versehen ist, grenzt das Schädeldach vorn im mittleren Teil ab. Die beiden Seitenränder biegen zuerst seitlich aus und konvergieren dann etwas gegen hinten. Bevor sie zusammentreffen, verlaufen ihre Ränder gezackt.

Überall auf dem Postrostrale ist eine aus warzen- und schwielenartigen Elementen versehene Oberflächenstruktur gleichmässig über die ganze Knochenplatte verteilt. Das Ausstrahlungszentrum liegt vorn medial, 1–2 cm vom Vorderrand entfernt. Von hier aus verlaufen die Ausstrahlungslinien an den Vorderrand und an die Seitenränder. Sie treten als feine, rinnenartige Vertiefungen hervor und zeigen einen geraden Verlauf.

Am linken Seitenrand befindet sich ganz vorne eine kleine starke Einbuchtung, die am rechten Seitenrand nicht erhalten ist. Es ist die äussere, vordere Nasenöffnung (Fenestra exonarina anterior).

Das Postrostrale steht vorn seitlich mit den Nasalia in Verbindung und grenzt im hinteren Abschnitt an die Frontalia, die es randlich überdeckt. Im Bereich des Ausstrahlungszentrums und am caudalen Ende sind Teile herausgebrochen.

b) Die Nasalia (n, Fig. 2, 14, 15, 16)

Die Nasalia zeigen die Gestalt von Ellipsen, deren grosse Achsen der Schädelmedianen ungefähr parallel laufen. Sie sind doppelt so lang wie breit. Der äussere Rand verläuft in der vorderen Hälfte bogenförmig und ist hinten leicht gewellt. Am inneren Rand besitzt der Knochen vorne eine leichte Einbuchtung und im hinteren Bereich ist er etwas gegen das Postrostrale und die Mediane vorgewölbt. Die grösste Breite des Nasale findet sich im caudalen Abschnitt; sie verschmälert sich cranialwärts etwas.

Die beim Postrostrale auftretenden Oberflächenstrukturen sind auch hier regelmässig über den ganzen Knochen verteilt. Im Bereich des Vorderendes sind etwas gröbere warzenartige Erhebungen (Denticles, Tuberculi) sichtbar, die am linken Nasale besonders deutlich hervortreten. Etwa 1–2 cm vom mittleren Bereich des Vorderrandes entfernt liegt das Ausstrahlungszentrum. Leistenartige Erhöhungen ziehen von hier aus teils gerade, teils leicht gebogen in allen Richtungen an die Knochenperipherie. Am

äusseren Seitenrand beobachtet man eine Erhöhung, die im vorderen Teil etwas weiter in das Knocheninnere reicht, um dann zu verflachen. In diesem Bereich ist der Knochen von beträchtlicher Dicke, die derjenigen des Postrostrale gleichkommt oder sie sogar übertrifft.

Gegen vorn und mit dem inneren Seitenrand grenzt das Nasale an das Postrostrale und verbindet sich gegen hinten mit dem Frontale, während der äussere Seitenrand das Schädeldach ein Stück weit aussen begrenzt. Das Nasale überdeckt randlich das Frontale.

Das linke Nasale weist eine Fraktur auf, die von der Mitte des inneren Randes gegen das Knocheninnere zieht und dort endet. Sonst sind beide Nasalia ziemlich vollständig und gut erhalten.

c) *Die Frontalia* (f, Fig. 2, 14, 15, 16)

Im Innern der Frontalia und im hinteren äusseren Teil des rechten Frontale fehlen die obersten Knochenschichten, zum Teil auch der ganze Knochen.

Das Frontale ist im vordersten Teil am breitesten, im ganzen etwa doppelt so lang wie breit. Es ist das grösste Element des dermalen Schädeldaches.

Der mediane Längsrand verläuft mehr oder weniger gerade. Zwei cranialwärts konvergierende Ränder, die in einem stumpfen Fortsatz zusammentreten, begrenzen den Knochen vorn. Der innere Vorderrand ist stark gezackt, während der äussere gegen hinten einbiegt, um sich dann mit dem äusseren Seitenrand in einem rechten Winkel zu verbinden. Der lange Seitenrand verläuft vorne ein Stück weit der Median-sagittalen parallel, biegt dann in Richtung des Knochenzentrums ein und zeigt im hinteren Abschnitt wieder eine deutliche Ausbuchtung. Der hintere Rand ist mit einem einspringenden Winkel versehen, dessen Spitze gegen innen weist.

Das Ausstrahlungszentrum liegt genau in der Knochenmitte. In den vorderen Partien des Frontale ziehen gerade Leisten, sich allmählich verbreiternd, zur Peripherie. Sie bedingen dadurch eine gewellte Knochenoberfläche. Auch der hintere Abschnitt besitzt Ausstrahlungen, die jedoch nicht so deutlich hervortreten. Die Feinstrukturen der Knochenoberfläche bedecken das ganze Frontale und sind im hinteren Abschnitt zusätzlich mit feinen Rinnen versehen.

Im Anschluss an das caudale Ende des Nasale und cranial zum Vorderrand des Frontale liegt eine sichelförmige Fläche, auf der sich die Ausstrahlungslinien des Frontale fortsetzen. Auch diese tieferliegende Knochenpartie gehört eindeutig dem Frontale an. Man sieht deutlich, dass das Nasale das Frontale seitlich überdeckt. Vorn grenzt das Frontale an das Postrostrale, seitlich aussen an das Nasale. Sein Seitenrand steht vorn mit den Supraorbitalia, im mittleren Bereich mit dem Supraorbito-dermosphenotico-intertemporale und in den hinteren Partien mit dem Supratemporale in Verbindung. Der hintere Rand grenzt aussen an das Parietale und innen an das Extrascapulare. Die breiten Nähte, die das Frontale von den anderen Knochen abtrennen, sind eine Folge der Mazeration, wodurch die Knochen etwas auseinanderrückten.

d) *Die Parietalia* (p, Fig. 2, 14, 15, 16)

Im Gegensatz zu den Frontalia sind die Parietalia durch ihre geringe Grösse gekennzeichnet. Sie zeigen die Form eines Trapezes oder eines unregelmässigen Sechsecks. Begrenzt werden sie durch einen spitzdreieckigen Vorderrand, einen zackigen äusseren Rand mit einer mittleren Ausbuchtung sowie einem hinteren Rand, der leicht S-förmig gebogen und etwas gezähnt ist.

Der Knochen besteht aus zwei Teilen. Der vordere Teil hat die Form eines Rhombus, der gegen vorne durch die spitzwinklige, tiefe Naht zum Frontale, hinten durch eine leicht gezähnte, ebenfalls spitzwinklige Naht umrissen wird. Er enthält warzenartige Oberflächenstrukturen. Der anschliessende hintere Teil erscheint mehr oder weniger glatt. Vom Bereich der hinteren Rhombusspitze aus ziehen die Ausstrahlungslinien zur Peripherie. Das Ausstrahlungszentrum befindet sich im rhombischen strukturierten Teil und ist nicht genau zu lokalisieren. In diesem Teil sieht man die Ausstrahlungslinien nicht.

Das Parietale stösst vorne an das Frontale an, hinten steht es mit dem Extrascapulare und seitlich mit dem Supratemporale in Verbindung.

e) *Die Supraorbito-dermosphenotico-intertemporalia* (so dsph it, Fig. 2, 14, 15, 16)

Das etwa doppelt so lange wie breite Supraorbito-dermosphenotico-intertemporale ist von trapezförmigem Umriss. Der innere, lange Rand biegt in seiner ganzen Ausdehnung gegen das Frontale ein. Die hintere, sehr kurze Begrenzung bildet mit dem Innenrand einen rechten Winkel. Der lange Aussenrand trägt eine breite Ausbuchtung und bildet mit dem Innenrand ein spitzes Vorderende. Der äussere, seitliche Fortsatz ist auf der rechten Seite stärker entwickelt als links. Im Bereich dieses Fortsatzes besitzt der Knochen keine warzenförmigen Oberflächenelemente, während seine ganzen restlichen Partien von ihnen bedeckt sind. Sie können zu kleinen, gewellten Leisten zusammengefasst sein und gegen die mittleren Partien des Randes konvergieren, die den strukturierten vom glatten Teil abgrenzen. Hier, noch etwas im strukturierten Bereich, liegt das Ossifikationszentrum, wohin von der Peripherie des Fortsatzes aus feine Strahlen konvergieren.

Das Supraorbito - dermosphenotico - intertemporale grenzt seitlich an das Frontale; mit dem stumpfen Caudalende steht es mit dem Supratemporale in Verbindung, während der äussere Rand das Schädeldach gegen aussen abschliesst. Am spitzen Vorderende können Supraorbitalia eingeschlossen sein. Der hintere Abschnitt kann das Intertemporale enthalten. Deshalb nannte E. NIELSEN (1949) diesen Knochen «Supraorbito-dermosphenotico-intertemporale». Nach E. NIELSEN (1949, p. 218) lag der hintere Abschnitt des Supraorbito-dermosphenotico-intertemporale auf der knöchernen Überdachung der Ohrregion und bedeckte den vorderen Teil der Fossa bridgei. Der grössere Teil des seitlichen Fortsatzes lag auf der Dorsalseite des postorbitalen Fortsatzes. Der vordere Teil belegte den knorpeligen, supraorbitalen Kamm und nahm an der Überdachung der Orbita am Seitenrand des supraorbitalen Kammes teil.



Fig. 14 *Bireeria stensiöi* ALDINGER (Exemplar von Val Porina). Dermales Schäfeldach. Zirka $1\frac{1}{2} \times$ nat. Gr.

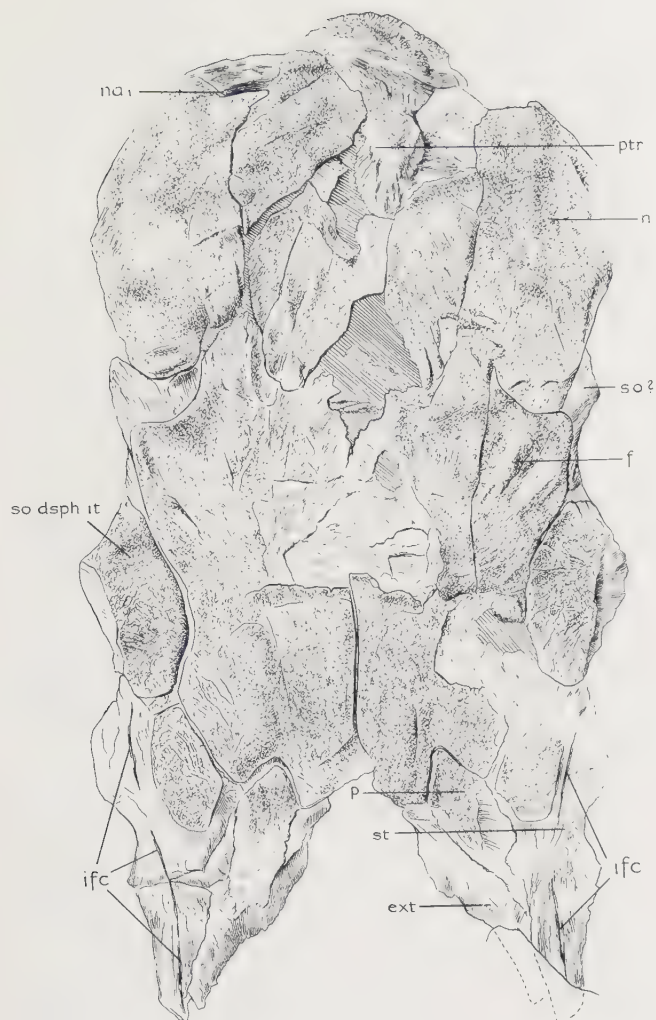


Fig. 15

Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).

Derales Schädeldach. $\frac{3}{5} \times$ nat. Gr.

dx: Supraspiracularplatte, ext: Extrascapulare, f: Frontale, ifc: Infraorbitaler Sinneskanal, na₁: Fenestra exonarina anterior, n: Nasale, p: Parietale, ptr: Postrostrale, ptt: Posttemporale, so: Supraorbitale, so dsph it: Supraorbito-dermosphenotico-intertemporale, st: Supratemporale.

f) Die Supraorbitalia (so, Fig. 14, 15, 16)

Von den Supraorbitalia ist wenig erhalten. Ein kleines, schmalrechteckiges Knochenstück und ein spitzdreieckiges Element liegen den vorderen Partien des rechten Supraorbito-dermosphenotico-intertemporale an.

g) Die Supratemporalia (st, Fig. 2, 14, 15, 16)

Das Supratemporale besitzt die Form eines Keiles, dessen stumpfes Ende an den Hinterrand des Supraorbito-dermosphenotico-intertemporale grenzt. Das Supratemporale erreicht im vordersten Teil die grösste Breite und spitzt sich gegen hinten etwas zu. Der äussere Seitenrand enthält in seinem mittleren Abschnitt eine deutliche Ein-

buchtung³⁾, weist sonst vor und hinter dieser Zone einen fast geraden Verlauf auf. Der Innenrand grenzt vorne an das Frontale, im mittleren Bereich an das Parietale, wo es mit einer Einbuchtung versehen ist. Gegen hinten stösst dieser Rand an das Extrascapulare.

Im Vorderteil ist eine ans Frontale angrenzende Zone von etwa elliptischem Umriss mit warzenartigen Oberflächenstrukturen besetzt. Sie wird von einer die ganze Fläche umgrenzenden Leiste von den übrigen Knochenpartien abgetrennt. Eine Längsfurche endet gegen das Knochenzentrum und ist weiter hinten wieder sichtbar, wo sie den Knochen in der Mitte durchzieht. Das ist die Rinne des infraorbitalen Sinneskanals (ifc). Vom stumpfen und spitzen Ende streichen im nicht strukturierten, «glatten» Teil grobe Längsleisten strahlenartig zum Verknöcherungszentrum, das in der Mitte der Längserstreckung nicht weit vom caudalen Ende des strukturierten Teils entfernt liegt. Hier ist die Knochenoberfläche glatt mit undeutlicher Skulptur, die man nur noch als feine Rillen erkennt.

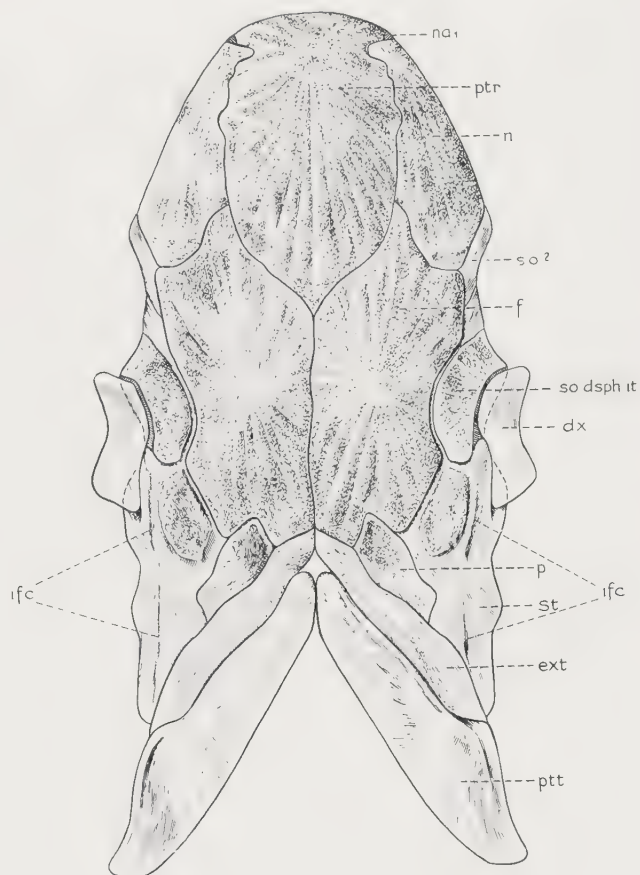


Fig. 16

Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina). Derales Schädeldach. Rekonstruktion. Erläuterungen siehe Fig. 15.

³⁾ E. NIELSEN (1949) ist der Ansicht, dass die spiracularre Öffnung am lateralen Rand der Spiracularplatte (dx) liegt. Nach H. JESSEN (1968, p. 94) entspricht die Konkavität am lateralen Rande des Intertemporo-Supratemporale bei *Moythomasia* und einigen anderen Palaeonisciden wahrscheinlich der dorsomedialen Abgrenzung der spiracularen Öffnung. Die Spiracularplatte könnte nach ihm eher als «Praespiracularre» bezeichnet werden. Für *Birgeria* wäre diese Anordnung und Ausdehnung des spiracularen Ganges natürlicher (siehe p. 24).

Das linke Supratemporale weist in seinem hinteren Abschnitt eine querverlaufende Fraktur auf, die im Knocheninnern endet. Am rechten Supratemporale ist vorne im strukturierten Teil ein Stück herausgebrochen. Sein hinterer Abschnitt ist vom rechten Posttemporale überdeckt.

h) *Die Extrascapularia* (ext, Fig. 2, 14, 15, 16)

Die ziemlich fragmentarisch erhaltenen Extrascapularia haben die Form eines langen, schmalen, stumpfwinkligen Dreiecks. Der Vorderrand ist in der Mitte über eine weite Strecke ausgebogen und steht vorn mit dem Frontale, weiter hinten mit dem Parietale und zu hinterst mit dem Supratemporale in Verbindung. Der hintere, leicht wellig gekrümmte Rand grenzt an das Posttemporale. Der Knochen zeigt also in der Mitte der Längserstreckung die grösste Breite. Etwas davor liegt das Verknöcherungszentrum. Nach E. NIELSEN (1949) enden die Extrascapularia vorn auf der Medianen.

i) *Die Supraspiracularplatten* (dx, Fig. 2, 16, 17)

Die beiden Supraspiracularplatten liegen zwischen dem rechten Maxillare und dem rechten Praeoperculum und sind damit aus ihrem natürlichen Verband völlig entrückt. Normalerweise stehen sie mit dem Schädel in lockerer Verbindung und schliessen sich nach E. NIELSEN (1949) an den hinteren Abschnitt des Supraorbito-dermosphenotico-intertemporale und an die vorderen Partien des Supratemporale an.

Beide etwa doppelt so langen wie breiten Platten sind hier sehr gut erhalten und mit ihrer Wölbung gegen das Gestein orientiert. Sie zeigen die Umrisse einer Sanduhr. Eine der Platten ist auf einer Seite etwas zugespitzt. Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei *B. groenlandica* (E. NIELSEN, 1949) kann man bei beiden Platten das im schmalen Zentralteil liegende Ausstrahlungszentrum sehen. Von ihm aus verlaufen rinnenartige Vertiefungen zur Peripherie.

Am dermalen Schädeldach können, ausser an den Supratemporalia, nirgends Gruben für die Sinneskanäle beobachtet werden.

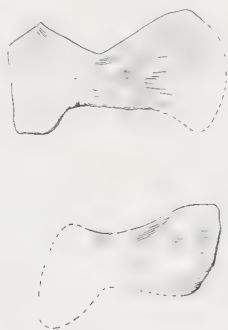


Fig. 17
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).
Supraspiracularplatten (dx). Nat. Gr.

Diskussion und Vergleiche (Fig. 18)

Vollständig erhaltene dermale Schädeldächer sind bekannt:

Exemplar von Val Porina;
B. mougeoti, Spitzbergen (E. STENSIÖ, 1932);
B. groenlandica (E. NIELSEN, 1949);
B. nielseni (J. P. LEHMAN, 1952).

Das Schädeldach von *B. groenlandica* ist am schmalsten. Wesentlich breiter ist es beim Exemplar von Val Porina und bei *B. mougeoti*, während *B. nielseni* diesbezüglich zwischen diesen beiden Extremen vermittelt.

Verteilung und Anordnung der Oberflächenstrukturen differieren bei den verschiedenen Arten. Ähnliche Verhältnisse wie das Exemplar von Val Porina zeigt *B. mougeoti*. Die deutlich abgegrenzten strukturierten Abschnitte am Parietale, Supratemporale und Supraorbito-dermosphenotico-intertemporale fallen am Exemplar von Val Porina besonders auf.

Der craniale Abschnitt des Supratemporale beim Exemplar von Val Porina ist breiter als der caudale; er verhält sich gleich wie bei *B. mougeoti*. Im Gegensatz dazu ist der caudale Teil bei *B. groenlandica* grösser, während *B. nielseni* zwei etwa gleich breite Abschnitte aufweist.

Am Exemplar von Val Porina sowie bei *B. nielseni* kann man nur je ein einheitliches Parietale (links und rechts) beobachten, während *B. groenlandica* und *B. mougeoti* deren zwei aufweisen. Das Parietale vom Exemplar von Val Porina und von *B. mougeoti* reicht nur zu einem kleineren Teil in den hinteren Bereich des Frontale, dafür etwas weiter caudalwärts. Im Gegensatz dazu greift das Parietale bei *B. groenlandica* und *B. nielseni* breitflächig in das Frontale vor, dafür weniger weit caudalwärts, wodurch die Gestalt der Extrascapularia beeinflusst wird.

Beim Exemplar von Val Porina und bei *B. mougeoti* ist das Extrascapulare mehr oder weniger gestreckt, während es sich bei *B. groenlandica* und *B. nielseni* (?) in zwei Schenkel gliedert.

Das Supraorbito-dermosphenotico-intertemporale von *B. mougeoti* und vom Exemplar von Val Porina ist kürzer und wesentlich breiter als bei *B. groenlandica*. Die Grenze gegen das Frontale ist bei den ersten beiden Arten deutlich gegen das Innere des Frontale eingebuchtet. Bei *B. groenlandica* ist dieser Vorsprung nur schwach entwickelt.

Das Exemplar von Val Porina ist durch eine sanduhrförmige Supraspiracularplatte gekennzeichnet, was *B. mougeoti* in ähnlicher Weise zeigt. *B. groenlandica* besitzt dagegen ein Supraspiraculare von bohnenförmigem Umriss.

Lang und schmal sind die Frontalia bei *B. groenlandica*, im Gegensatz zum Exemplar von Val Porina und zu *B. mougeoti* mit breiten Frontalia. Durch die Umrissform des Supraorbito-dermosphenotico-intertemporale ist der Seitenrand des Frontale vom Exemplar von Val Porina eingebuchtet. Die Nasalia reichen bei *B. mougeoti* mit ihrem spitzen Caudalrand weit in den vorderen Bereich der Frontalia hinein. In der Form der abgerundeten Nasalia mit konstanter Breite stimmt das Exemplar von Val Porina mit *B. groenlandica* überein, während *B. mougeoti* mit hinten zugespitzten Nasalia einzig dasteht.

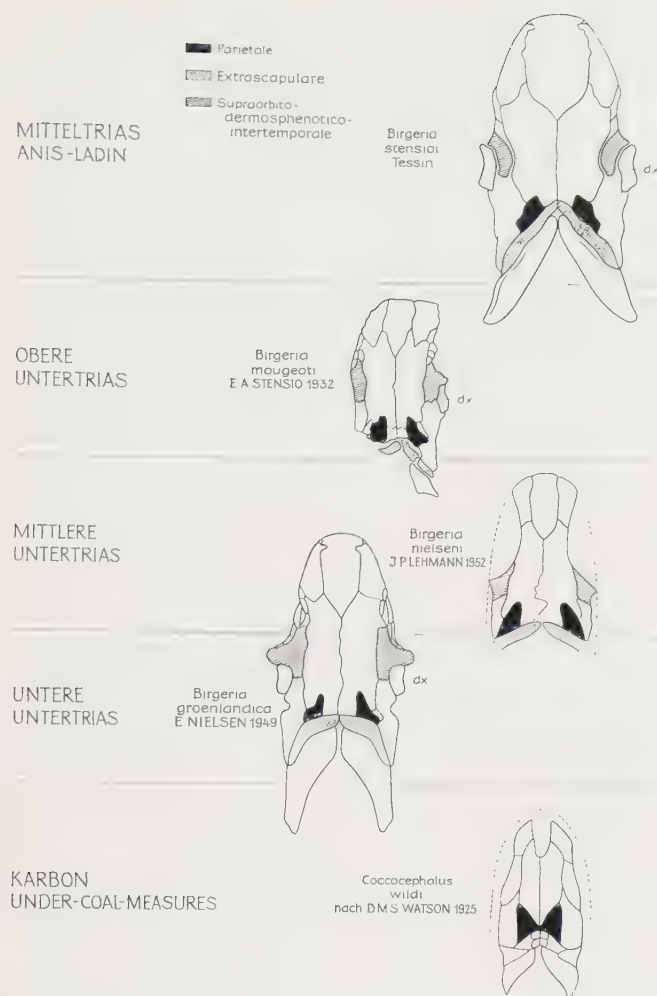


Fig. 18
Dermales Schädeldach verschiedener *Birgeria*-Arten und von *Coccocephalus*. dx: Supraspiracularplatte.

Das Postrostrale ist am Exemplar von Val Porina am breitesten. Am caudalen Ende ist es weniger stark zugespitzt als bei *B. groenlandica* und *B. mougeoti*. In dieser Hinsicht nähert es sich dem Verhalten von *B. nielsenii*.

Eine Sonderstellung nimmt *B. nielsenii* ein. Die Orbitae und ihre Einbuchtungen am dermalen Schädeldach sind bedeutend und greifen weit in beiden Richtungen vor⁴⁾. Dadurch werden das Supraorbito-dermosphenotico-intertemporale sowie das Supratemporale auf einen kleinen Raum zusammengedrängt. Sie sind daher kleiner und in ihrer Form etwas anders gestaltet. Die Frontalia verschmälern sich etwas gegen vorn. Die trennende median-sagittale Naht der beiden Frontalia ist im hinteren Bereich deutlich gezackt. Das Postrostrale behält eine konstante Breite. Ein halbkreisförmiger Rand begrenzt es am caudalen Ende. Durch dieses Merkmal erinnert diese Form an das Schädeldach von *Coccocephalus* (D. M. S. WATSON, 1925). Im Gegensatz zu allen anderen Arten sind hier die Nasalia im vorderen Teil breit. Am Aussenrand des Supratemporale fehlt die Einbuchtung.

⁴⁾ Damit hängt auch der kurze, hohe postorbitale Abschnitt am Maxillare zusammen.

Stellen wir die Eigenschaften am dermalen Schädeldach für alle vier Arten zusammen, so erkennen wir, dass Ausstrahlungslinien, Oberflächenstrukturen und Verlauf der Ränder für alle Vertreter des Genus *Birgeria* typisch sind. In Form und Lage der einzelnen Knochen bestehen jedoch auffällige Unterschiede. Aus unserem Vergleich geht hervor, dass das Exemplar von Val Porina weitreichende Übereinstimmungen mit *B. mougeoti* zeigt, während *B. groenlandica* und *B. nielsenii* nähere Beziehungen miteinander besitzen, allerdings nicht in dem Ausmass wie die beiden erstgenannten. *B. nielsenii* ist eine Sonderform, die ursprüngliche Merkmale beibehalten hat.

Stratigraphisch ältere Formen:

B. nielsenii, mittlere Untertrias;

B. groenlandica, untere Untertrias.

Stratigraphisch jüngere Formen:

Exemplar von Val Porina, mittlere Trias;

B. mougeoti, obere Eotrias, mittlere Trias.

Typisch für *Birgeria* sind die kleinen, vorne spitz auslaufenden Parietalia, die von den caudalen Abschnitten der Frontalia getrennt werden. Diesem Verhalten sehr nahe kommt dasjenige von *Coccocephalus* aus dem Karbon (D. M. S. WATSON, 1925, p. 827; E. NIELSEN, 1949). In der Regel zeigen die Palaeonisciden (*Pteroniscus*, E. NIELSEN, 1942; J. P. LEHMAN, 1952; *Palaeoniscus*, H. ALDINGER, 1937) grosse quadratische bis rechteckige Parietalia.

Abgesehen von diesem Merkmal stimmt die Anordnung der Knochen am dermalen Schädeldach mit den Verhältnissen bei Palaeonisciden überein. Ursprüngliche Palaeonisciformes wie *Moythomasia* (H. JESSEN, 1968), *Cheirolepis* (D. M. S. WATSON, 1925) weisen lange Parietalia vom gleichen Ausmass wie die Frontalia auf. Zudem ist die Zahl der Rostralknochen grösser.

Beziehungen des dermalen Schädeldaches zum Parasphenoid und Neurocranium (Fig. 19):

Es fällt auf, dass die stratigraphisch älteren *Birgeria*-Arten wie *B. groenlandica* durch ein langes, schmales Schädeldach, die stratigraphisch jüngeren durch ein breites und kurzes Schädeldach gekennzeichnet sind. Entsprechend verhält sich das Parasphenoid. Ein Extrem ist *B. nielsenii* mit seinem breiten, kurzen Schädeldach und Parasphenoid.

Länge und Breite des Dermocraniums und des Parasphenoids sind weitgehend vom Verhalten des Neurocraniums abhängig. Mit der Lage des Processus ascendens hängt die Position des Autosphenoticums, des Spiracularkanals, der Spiracularplatte (dx) und die Ausbuchtungen am Supraorbito-dermosphenotico-intertemporale zusammen. Der Processus ascendens liegt bei ursprünglichen *Birgeria*-Arten weit hinten, und der caudale Schenkel ist sehr kurz. Deshalb darf man annehmen, dass die Supraspiracularplatte bei *B. nielsenii* weit hinten gelegen ist, was die Lage des Supraorbito-dermosphenotico-intertemporale und des Supratemporale weitgehend bestätigt. Am Neurocranium muss deshalb die otische und die occipitale Region im Vergleich zu den sphenoidalen und der ethmoidalen

Region kurz gewesen sein. Im Zusammenhang mit dem bei höher evolierten Formen längeren hinteren Schenkel des Parasphenoides ist die otisch-occipitale Region des Neurocraniums länger, annähernd oder gleich lang wie die ethmoido-sphenoidale Region. Supraorbito-dermosphenotico-intertemporale und Supratemporale sind länger, und die Supraspiracularplatten liegen weiter vorn (zum Beispiel bei *B. groenlandica*, *B. mougeoti*, Exemplar von Val Porina). Am weitesten ist diese Entwicklung bei *B. mougeoti* und beim Exemplar von Val Porina gediehen, während *B. groenlandica* sich noch etwas ursprünglicher verhält und zwischen *B. nielsenii* und den mitteltriadischen Formen (*B. mougeoti*, Exemplar von Val Porina) vermittelt.

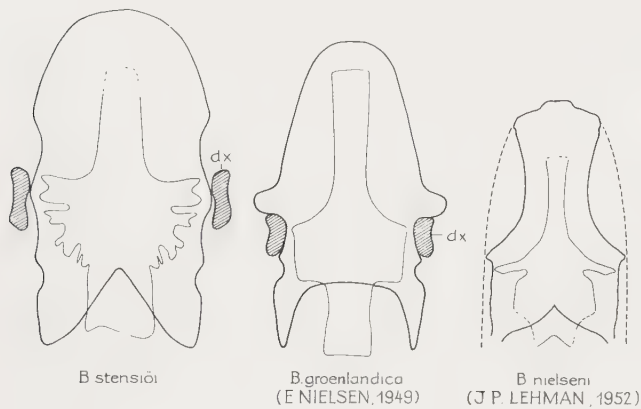


Fig. 19
Beziehungen zwischen dermalem Schädeldach und Parasphenoid bei verschiedenen *Birgeria*-Arten. dx: Supraspiracularplatte.

Bei einigen Palaeonisciformes (*Pteronisculus*, J. P. LEHMAN, 1952, p. 41; *Boreosomus* J. P. LEHMAN, 1952, p. 75; Kansaspalaeonisciden, E. HOLMGREN und E. STENSIÖ, 1936, p. 339) ist die ethmoidale und sphenoidale Region überaus lang und ausgedehnt, während die otisch-occipitale Partie grössenmässig weit zurücktritt. Dadurch erscheint das Neurocranium hoch und besonders kurz gebaut. *Acipenser* (E. HOLMGREN und E. STENSIÖ, 1936, p. 438, Fig. 336) besitzt dagegen ein langes Neurocranium mit langer otischer und occipitaler Region und langem hinterem Abschnitt des Parasphenoides. *Birgeria* vermittelt zwischen dem Verhalten der spezialisierten Störe einerseits und demjenigen der primitiven Palaeonisciden andererseits.

7. Die Oberkieferregion und angrenzende Partien

a) Die Maxillaria (m, Fig. 20)

Es sind beide Maxillaria erhalten. Sie liegen mit der Aussenfläche nach oben vor. Das rechte Maxillare steht mit dem Unterkiefer noch einigermaßen im natürlichen Verband. Das linke unterlagert den Unterkiefer im vorderen Abschnitt.

Die zahntragende Partie besitzt einen trapezförmigen, dorsal gerichteten Fortsatz, der sich durch eine beträchtliche Höhe auszeichnet.

Beide Maxillaria weisen Frakturen auf, die den zahntragenden Teil quer, den trapezförmigen schräg durchziehen. Am linken Maxillare sind in der zahntragenden Partie vor allem die mittleren Teile und im trapezförmigen Abschnitt im unteren Bereich Stücke herausgebrochen.

Zahntragende Partie: Der Ventralrand der zahntragenden Partie ist schwach S-förmig gebogen. Der vordere Abschnitt biegt etwas gegen ventral, der hintere gegen dorsal ab. Der Dorsalrand des trapezförmigen Abschnittes geht mit einer tiefen Einbuchtung in den niederen, vorderen Teil über. Die zahntragende Partie zeichnet sich durch ihre beträchtliche Dicke aus. Diese nimmt von vorne gegen die Mitte etwas zu, erreicht dort ein Maximum und verflacht sich gegen das caudale Ende. Die Aussenseite der zahntragenden Partie ist deutlich gegen den Betrachter gewölbt.

Trapezförmiger Fortsatz (postorbitaler Fortsatz): Am rechten Maxillare ist dieser Abschnitt abgebrochen, doch sind seine Umrisse als Abdruck zu erkennen. Am linken Maxillare ist er, abgesehen von den ausgebrochenen Partien, in seinen Umrissen gut erhalten.

Der postorbitale Fortsatz ist im Gegensatz zur zahntragenden Partie flach und dünn. Seine Dicke nimmt gegen den zahntragenden Teil etwas zu. Der Fortsatz ist hoch und erreicht etwa die halbe Länge des Maxillare. Caudalwärts nimmt er an Höhe etwas zu. Vorderer und hinterer Rand sind gegen aussen leicht gewölbt, während der Dorsalrand schwach eingebuchtet ist.

Feinstrukturen: Auf der dorsalen Hälfte der hinteren Partie des rechten Maxillare fehlt die obere Knochenschicht. Diese lange Zone ist ungefähr von rechteckigem Umriss und reicht nicht bis an das caudale Ende des Knochens und ebenfalls nicht ganz in die Übergangszone zwischen dem hinteren, hohen und dem vorderen, niederen Abschnitt. In dieser Region ziehen zahlreiche feine, in langen Reihen angeordnete, warzenartige Erhebungen parallel zur Längserstreckung des Maxillare. Sie gehören zu den Ausstrahlungselementen. Etwas unterhalb der tiefen Einbuchtung, zwischen vorderem und hinterem hohem Abschnitt, liegt das Ausstrahlungszentrum auf halber Länge des Maxillare. Im ganzen vorderen Teil und am Vorderrand des postorbitalen Abschnittes des linken Maxillare kann man feine Leisten gegen das Knochenzentrum verfolgen. Bei beiden Maxillaria verläuft eine Kante cranialwärts dem Dorsalrand des vorderen Abschnittes parallel, durchquert dann den Knochen, um zirka 2–3 cm vor dem Vorderende mit dem ventralen Rand zusammenzutreffen. Am Dorsalrand vorn entspringt eine zweite Leiste, die sich mit der oben beschriebenen Leiste etwas weiter hinten auf mittlerer Höhe unter einem spitzen Winkel schneidet, der sich gegen das Vorderende öffnet. Die von beiden Leisten eingeschlossene Fläche enthält Rinnen und Kanten, die gegen das Vorderende etwas divergieren. Es sind Ausstrahlungslinien, die sich weiter hinten nicht mehr beobachten lassen. Am rechten Maxillare, wo der niedere Abschnitt in den höheren übertritt, entspringt auf mittlerer Höhe eine Längserhebung und lässt sich nach hinten verfolgen, wo sie allmählich verflacht. Beiderseits von ihr fallen grosse Tuberculi auf. An zahlreichen Stellen überdecken Tuberculi und Striae die Ausstrahlungslinien vollständig. Sie sind besonders in der Mitte des zahntragenden Teiles stark entwickelt.



Fig. 20

Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina). a: rechtes, b: linkes Maxillare (m). Nat. Gr.

Nach E. NIELSEN (1949, pp. 236–237) überdeckt der vordere, schmale Abschnitt des Maxillare die angrenzenden Suborbitalia und die Infraorbitalia. Der trapezförmige Teil überdeckt vorn eine schmale Randzone des Praeoperculums. Hinten überdeckt der Dorsalrand zudem einen schmalen randlichen Bereich des hinteren ventralen Schenkels des Praeoperculums. Der vordere, sehr kurze Rand grenzt an das Rostropraemaxillare an. Dieses verbindet sich mit Nähten mit dem Postrostrale und Nasale. Seitlich stösst das Rostropraemaxillare an die Antorbitalia und weiter hinten an das Maxillare. Überlappungen sind nur im Bereich der Antorbitalia festzustellen.

b) Das Rostropraemaxillare (rpm, Fig. 1, 2)

Das beim Exemplar von Val Porina nur fragmentarisch erhaltene Rostropraemaxillare besitzt die Form einer Sichel. Eine undeutliche Ausstrahlung geht vom geraden Rand aus, angedeutet durch warzenartige, feine Anschwellungen. Sinneskanäle konnten nicht festgestellt werden. Auf Grund der mangelhaften Erhaltung muss auf Messwerte verzichtet werden.

Diskussion und Vergleiche (Fig. 21)

A. BONI (1937, pp. 537–546) verglich die verschiedenen Typen der Maxillaria der damals bekannten *Birgeria*-Arten. Dieser Aufstellung füge ich das Maxillare von

B. groenlandica (E. NIELSEN, 1949), das von *B. nielseni* (J. P. LEHMAN, 1952) sowie das Maxillare des Exemplars von Val Porina bei. Da der Form des Maxillare für Art-diagnosen grosse Bedeutung zukommt, werden alle *Birgeria*-Arten auf verschiedene Merkmale dieses Knochens geprüft. Es lassen sich morphologisch vier verschiedene Typen unterscheiden.

1. *Typus*: Hohes, relativ kurzes Maxillare mit hohem, längerem postorbitalem Abschnitt, der sich vom vorderen, schmalen Teil durch eine tiefe Einbuchtung abhebt. Der dorsale Rand des hinteren Teiles ist leicht eingebuchtet.

B. mougeoti (E. STENSIÖ, 1919), germanischer Muschelkalk, mittlere Trias.

B. stensiöi (H. ALDINGER, 1931), Exemplar von Val Porina, mittlere Trias.

2. *Typus*: Maxillare mit niederem, hinterem Abschnitt. Der Dorsalrand fällt etwas nach vorne ab und ist nicht eingebuchtet. Der Übergang des Dorsalrandes vom post-orbitalen zum vorderen Teil ist nur durch eine leichte Einbuchtung gekennzeichnet.

B. mougeoti (E. STENSIÖ, 1932), Spitzbergen, obere Eotrias.

B. groenlandica (E. NIELSEN, 1949), Grönland, untere Eotrias.

3. *Typus*: Maxillare mit langem, hohem, trapezförmigem postorbitalem Abschnitt, mit geradem Dorsalrand,

durch eine schwache Einbuchtung in den vorderen Teil übergehend. Der Dorsalrand des postorbitalen Teiles läuft dem zahntragenden Rand parallel.

B. acuminata (A. BONI, 1937), Bergamasker Alpen, Rhät.

4. *Typus*: Postorbitaler Abschnitt gleich wie bei Typus 3, aber kürzer und verhältnismässig höher. Der Übergang am Dorsalrand vom hinteren zum vorderen Abschnitt ist steiler als bei den Typen 2 und 3.

B. nielseni (J. P. LEHMAN, 1952), Madagaskar, mittlere Eotrias.

B. sp. (A. A. KAZANTSEVA, 1967), Ost-Sibirien, ?Eotrias.

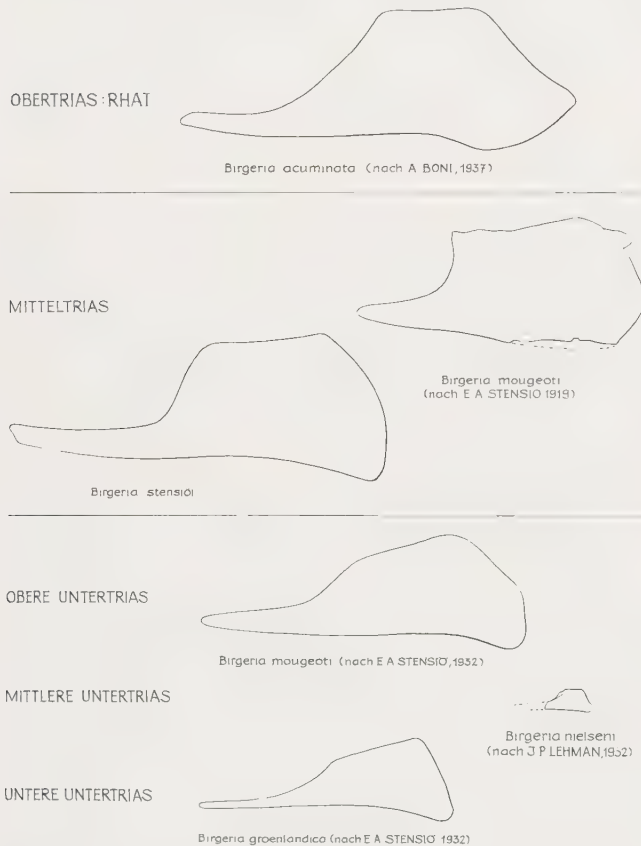


Fig. 21
Maxillaria verschiedener *Birgeria*-Arten.

Der Unterschied innerhalb der Art *B. mougeoti* fällt besonders auf. Die stratigraphisch älteren Formen besitzen ein langes, niederes Maxillare, ähnlich wie *B. groenlandica*, während die stratigraphisch jüngeren Vertreter durch ein hohes, kürzeres Maxillare gekennzeichnet sind. Fassen wir das Verhalten des Dorsalrandes genauer ins Auge, so ist das Maxillare von *B. groenlandica* dem von *B. mougeoti* aus der Untertrias Spitzbergs und dem von *B. stensiöi* sowie dem Exemplar von Val Porina ähnlich. Andererseits stehen *B. acuminata* und *B. nielseni* einander näher, wenn wir nur dieses Merkmal berücksichtigen. Allerdings ist im Gegensatz zu *B. acuminata* der postorbitale Abschnitt von *B. nielseni* kurz. Da letztere Form auf Grund des Parasphenoides als ursprünglich gilt, muss auch dieses Verhalten am Maxillare als ursprünglich gewertet werden, ist es

doch ähnlich entwickelt wie bei *Palaeoniscus* (H. ALDINGER, 1937, p. 105). Maxillaria mit langem, niederem postorbitalem Teil kommen bei *Cheirolepis* (J. P. LEHMAN, 1947, p. 13) und *Pteronisculus* (J. P. LEHMAN, 1952, pp. 49, 58) vor, die ein ursprüngliches Verhalten unter den Palaeonisciformes zeigen. Das Maxillare mit abfallendem Dorsalrand im hinteren Abschnitt bei verschiedenen *Birgeria*-Arten erinnert an das Verhalten von *Boreosomus* (J. P. LEHMAN, 1952, p. 93). Kurz und ähnlich gestaltet wie bei *Boreosomus* ist das Maxillare von *Saurichthys* (E. STENSIÖ, 1925), wo es ebenfalls kleiner ist. Das ähnliche Umriss zeigende Maxillare von *Chondrosteus* ist sehr klein (A. S. WOODWARD, 1895, pp. 25–26, Fig. 3). Stark reduziert und nur noch als bogenartige Spange entwickelt ist das Maxillare von *Acipenser* (W. K. PARKER, 1882, Pl. 18, 5), im Gegensatz zu *Polyodon* (T. W. BRIDGE, 1878, Pl. 57), wo es lang und spitz ausgezogen ist. Für die Störe ist eine Reduktion des Gebissapparates typisch, was mit der Lebensweise zusammenhängt.

Bezüglich des Maxillare zeigt *Birgeria* noch ursprüngliche Merkmale der zentralen Gruppe der Palaeonisciformes. Ihr Parasphenoid jedoch weist auf die spezialisierten Verhältnisse der Störe hin. *Birgeria* schaltet sich als eine Art Mosaikform zwischen die Palaeonisciformes und die Störe ein.

Im Laufe der Entwicklung, die von ursprünglichen *Birgeria*-Arten wie *B. groenlandica* und *B. nielseni* zu höher entwickelten Endformen wie *B. acuminata* führt, treten folgende Änderungen des Gebissapparates auf:

1. Der hintere Abschnitt am Maxillare wird höher und länger.
2. Die bei ursprünglichen Arten relativ kleinen lingualen Zähne werden höher und bei *B. acuminata* zudem dolchförmig zugespitzt.

Dieser Vorgang steht im Zusammenhang mit der Entwicklung des Musculus adductor mandibulae (B. SCHAEFFER und D. E. ROSEN, 1961, Fig. 3). Vergrössert sich der hintere Abschnitt des Maxillare flächenmässig, so vergrössert sich die Ansatzfläche für diesen Muskel, was die Beisskraft der Fische erhöht. Eine direkte Folge davon ist die Ausbildung eines kräftigeren Gebisses. Sobald das Gebiss einer Reduktion unterworfen wird, wie zum Beispiel bei *Chondrosteus* und *Acipenser*, wo Zähne überhaupt fehlen, verliert das Maxillare seinen hohen hinteren Abschnitt, weil der viel kleinere Adductor mandibulae keine grossen Ansatzflächen mehr benötigt⁵⁾, ⁶⁾.

⁵⁾ Auf Grund von Lage und Verlauf von Sinneslinien konnte E. STENSIÖ (1947, pp. 62, 74, pp. 163, 168) nachweisen, dass das «Maxillare» fossiler, niederer Ganoiden (also der Palaeonisciden) ein zusammengesetzter Knochen ist. Es ist ein Verschmelzungsprodukt des eigentlichen Maxillare mit einem Knochenelement der Supramaxillare-Linie, des «Supramaxillare». Der ganze Knochen «Maxillare» sollte eigentlich besser Supramaxillo-maxillare heissen. Das Supramaxillare befindet sich in der oberen Region des postorbitalen Abschnittes des Maxillare. Diese Supramaxillare-Komponente entspricht dem posteroventralen Teil des Jugale bei Rhipidistern und Stegocephalen. Die Holostei besitzen ein freies Supramaxillare.

⁶⁾ Ein Palaeonisciden-artiger Umriss des Maxillare liegt auch bei *Strunius* vor, was sonst für Crossopterygier nicht typisch ist (H. JESSEN, 1966, p. 346).

Ein relativ kurzes Maxillare mit hohem postorbitalem Abschnitt ist für *Birgeria*-Arten typisch, die einen breiten, hohen und kurzen Schädel besitzen (*B. mougeoti*, Exemplar von Val Porina, *B. acuminata*), während ein relativ langes Maxillare mit niederem, langem postorbitalem Abschnitt zu Formen gehört, die einen langen, niederen Schädel und zum Teil ein langes, schmales dermales Schädeldach besitzen (*B. groenlandica*).

c) *Die Ectopterygoide* (ecpt, Fig. 22)

Die beiden Ectopterygoide liegen isoliert, nahe am rechten Entopterygoid und in der Nähe des rechten Praeoperculum. Das rechte Ectopterygoid richtet seine Wölbung dem Betrachter zu. Vom linken Ectopterygoid sieht man nur den vorderen Abschnitt, da es vom rechten überdeckt ist.



Fig. 22
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).
a: rechtes, b: linkes Ectopterygoid (ecpt). $\frac{3}{5} \times$ nat. Gr.

Das Ectopterygoid ist ein kräftig entwickelter, langer Knochen, der caudal kolbenförmig aufgetrieben ist. Das Hinterende besitzt im unteren Teil einen ungefähr rechteckförmigen Fortsatz, dorsal gefolgt von einer Einbuchtung. Vom caudalen Ende her verbreitert sich das Ectopterygoid gegen die Mitte, um etwas davor seine grösste Breite zu erreichen. Am dorsalen Längsrand liegt eine Ausbuchtung, die etwas vor der Mitte der Längserstreckung ihre grösste Höhe erreicht. Der ventrale Längsrand verläuft hinten stark, gegen das Vorderende schwach gewellt. Vom oberen Rand aus zweigt im vorderen Teil, vor der Ausbuchtung, eine schwach angedeutete Furche ab, die zuerst parallel dem ventralen Rand entlangzieht, gegen das caudale Ende zu etwas dorsal umbiegt, um sich 2 cm vom Ende entfernt mit dem Dorsalrand zu verbinden. Vom Vorderende des Ectopterygoides lässt sich eine Rinne gegen hinten verfolgen. Am Vorderende noch breit (etwa so breit wie der Knochen), verschmälert sie sich caudalwärts allmählich, um zuletzt auszulaufen. Am dorsalen Fortsatz des Hinterendes entspringt ein Kiel und zieht parallel zur schwach angedeuteten Furche gegen die oben erwähnte Rinne zu, ohne mit dieser zusammenzutreffen. Das Ausstrahlungszentrum liegt in der Mitte dieses Kieles, etwa 2 cm vom Hinterende entfernt. Hier entspringt ein System von Leisten, die sich gegen den Ventralrand, sowohl im Bereich der Längsrinne als auch in den daneben liegenden Arealen, verfolgen lassen. Die Ausstrahlungselemente sind im ventralen Teil des caudalen Abschnittes

durch zwei grosse Kämme verstärkt, die sich im Ausstrahlungszentrum vereinigen. Die dorsal gelegenen Ausstrahlungen sind viel schwächer ausgebildet und nur bis zur schwachen Furche deutlich zu beobachten. Sie teilt den Knochen in einen dorsalen spindelförmigen Abschnitt mit feinen warzenartigen Oberflächenstrukturen, wo man die Ausstrahlungen nur randlich erkennen kann, und einen wesentlich grösseren ventralen Teil, der die Rinne aufnimmt, den Kamm und die zur Ausstrahlung gehörenden Leisten enthält, dagegen keine warzenartigen Oberflächenstrukturen trägt.

Es konnte nicht sicher entschieden werden, ob das Vorderende die Dermopalatinum-Gruppe enthält, da abweichende Knochenstrukturen oder Nähte nicht sichtbar sind.

d) *Die Entopterygoide* (enpt, Fig. 23)

Beide gut erhaltenen Entopterygoide zeigen ihre Aussenseiten. Das rechte Entopterygoid schliesst nahe an den hinteren Bereich des Dorsalrandes des Ectopterygoides an und ist aus dem natürlichen Verband etwas in caudaler Richtung verschoben. Das linke Entopterygoid ist dem natürlichen Knochenverband ganz entrückt und liegt isoliert neben dem Parasphenoid.

An diesem schmalen, spindelförmigen Knochen zieht ein randlich gelegener Kiel vom Hinter- zum Vorderende. Er ist am Vorderende besonders massiv. Hier teilt er sich in mehrere Leisten auf, die zum ventralen und dorsalen Rand ziehen. An diesen Kiel schliesst sich eine breite Fläche mit warzenartigem Oberflächenrelief an. Das Ossifikationszentrum befindet sich auf dem Kiel in der Mitte der Längserstreckung.

Das rechte Entopterygoid ist etwas länger als das linke. Bei beiden Knochen sind Stücke herausgefallen.



Fig. 23
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).
a: rechtes, b: linkes Entopterygoid (enpt). (sop 3: Suboperculum 3).
 $\frac{3}{4} \times$ nat. Gr.

e) *Die Dermometapterygoide* (dmpt, Fig. 24)

Das erhaltene rechte Dermometapterygoide schliesst sich mit dem Ventralrand an das rechte Entopterygoid, mit dem Dorsalrand an das rechte Praeoperculum an. Es besitzt die Form einer dicken Spindel mit der grössten Breite in der Mitte der Längserstreckung. Sein Dorsalrand verläuft im mittleren Teil leicht dorsal gebogen und fällt in den vorderen und hinteren Partien leicht ventralwärts ab. Der vordere ventrale Rand ist durch zwei tiefe Einbuchtungen gekennzeichnet; im mittleren Teil verläuft er gerade. Nach einer Ausbuchtung in der Mitte verläuft er wie-

der gerade und biegt dann dorsal ab. Beide Ränder bilden hinten ein schnabelförmiges Ende. Vom ventralen Rand des Vorderendes entspringt eine Furche, die parallel den Rändern zum Hinterende zieht und den ganzen Knochen in ungefähr zwei Hälften teilt.



Fig. 24
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).
Dermometapterygoid (dmpt). Nat. Gr.

Weil in der mittleren Zone Fragmente der oberen Knochenschichten ausgebrochen sind, lassen sich die Rinne und die Ausstrahlungslinien gut ermitteln. Die Ausstrahlungen ziehen von beiden Rändern her auf diese Furche zu und treffen sich im caudalen Abschnitt, wo das Ossifikationszentrum liegt. Es ist von Knochenpartien bedeckt, die warzenartige Oberflächenstrukturen tragen. Deshalb sind hier die Ausstrahlungslinien nicht mehr so eindeutig erkennbar wie im lädierten Mittelteil.

Nach E. NIELSEN (1949, p. 232–233) steht das Ectopterygoid mit dem Entopterygoid und hinten dorsal mit dem Dermometapterygoid in Verbindung. Vorn schliesst, wahrscheinlich ohne Überdeckung, das hintere Dermopalatinum an. Ventral grenzt es an das Maxillare und überdeckt dort eine schmale randliche Zone der Innenseite dieses Knochens.

Das vordere Drittel des medialen Randes des Entopterygoides verbindet sich mit dem Seitenrand des vorderen Teiles des Parasphenoids. Der hintere Teil grenzt mit einer Naht an das Dermometapterygoid. Der Seitenrand verbindet sich mit einer Naht mit dem Ectopterygoid und dem Dermopalatinum. Er überdeckt mit einer schmalen, medialen, randlichen Zone diesen Knochen. Der Vorderrand steht wahrscheinlich mit keinem anderen Knochen in Verbindung.

Der hintere ventrale Teil des Dermometapterygoides grenzt an die mittlere Fläche des Quadratum. Der vordere Ventralrand verbindet sich mit dem Entopterygoid, wahrscheinlich ohne es zu überdecken. Der Ventralrand hängt mit einer Naht mit dem Ectopterygoid derart zusammen, dass das Dermometapterygoid eine schmale Randzone der Aussenseite des Ectopterygoides überdeckt. Möglicherweise steht die hintere Hälfte des Dorsalrandes mit der mittleren Zone des Dorsalschenkels am Praeoperculum in lockerer Verbindung.

f) Die Quadrata (q, Fig. 25)

Ein etwa halbkreisförmiger Knochen ist mit seinem gebogenen Rand dem caudalen Ende des Ectopterygoides zugewandt. Obwohl der Condylus nicht erhalten ist, spricht seine topographische Lage und Form für das Quadratum. Da dieser Knochen stellenweise von kleinen Basidorsalia der

vorderen Partie der Wirbelsäule überlagert ist, sind auf seiner Oberfläche nicht alle Einzelheiten zu erkennen. Am gekrümmten Rand zeigt das Quadratum zwei Einbuchtungen. Die glatte Oberfläche ist gewellt. An einem Ende verbindet eine Leiste den gebogenen Rand mit dem geraden Rand. Wahrscheinlich gehört der ventrale Fortsatz des Ectopterygoides (siehe Seite 29) ebenfalls zum Quadratum. Er ist so innig mit diesem Knochen verbunden, dass man ihn nicht als selbständigen Teil abgrenzen kann.

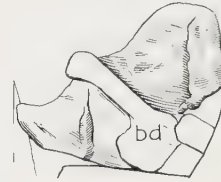


Fig. 25
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).
Quadratum (q). (bd: Basidorsale). Nat. Gr.

Nach E. NIELSEN (1949, p. 230) ist das Quadratum eine stark gebogene Platte, die den hintersten Abschnitt des Musculus adductor mandibulae medial und in einem kleinen Ausmass auch seitlich aufnimmt. Es trägt einen starken doppelten Condylus für die Gelenkung mit dem Unterkiefer.

Diskussion und Vergleiche

Im grossen und ganzen stimmen die Form und die Ausstrahlungslinien der drei Pterygoide unseres Exemplars mit denen von *B. stensiöi* (H. ALDINGER, 1931) und *B. groenlandica* (E. NIELSEN, 1949) überein. Die das Ectopterygoid in zwei Teile aufgliedernde Rille sowie die breite Rinne sind nur beim Exemplar von Val Porina erkennbar. Ecto- und Entopterygoid sind hier im Gegensatz zu *B. groenlandica* schmal. Das Entopterygoid von *B. stensiöi* zeigt eine bedeutend grössere Ausdehnung als bei anderen *Birgeria*-Arten. Wahrscheinlich muss dadurch das hier nicht erhaltene Dermometapterygoid auch länger gewesen sein. Die Pterygoide sind bei *Pteronisculus* (J. P. LEHMAN, 1952, pp. 56, 61) annähernd gleich gestaltet wie bei *Birgeria*.

8. Der Unterkiefer (Fig. 26, 27)

Es sind die beiden Unterkieferäste erhalten. Sie zeigen dem Betrachter die Aussenseite. Der Unterkiefer hat die Form eines spitz ausgezogenen, rechtwinkligen Dreiecks. Er wird von einem langen Ventral- und Dorsalrand und einem kurzen Hinterrand begrenzt, der auf dem Ventralrand annähernd senkrecht steht. Das Vorderende ist gerundet. Dorsal- und Ventralrand verlaufen cranialwärts anfangs gerade, biegen dann gegen das Vorderende leicht nach oben ab, entsprechend dem Ventralrand der Maxille. Der Unterkiefer zeigt am Hinterende seine grösste Höhe. Von dort aus nimmt sie bis in den Bereich des vordersten Abschnittes allmählich ab, bleibt dann über eine weite

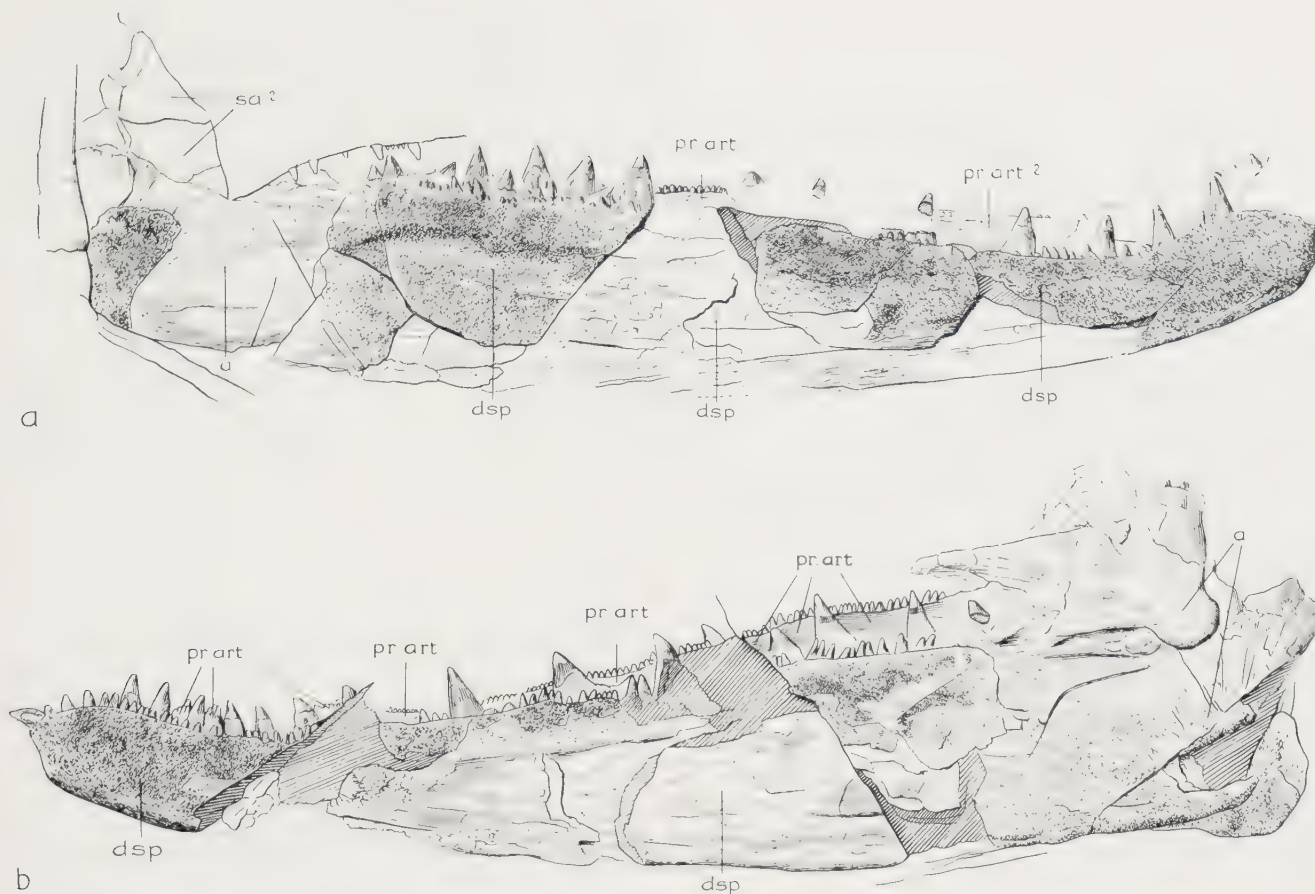


Fig. 26
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina). a: rechter, b: linker Unterkiefer. a: Angulare, dsp: Dentalospleniale, pr.art: Prae-articulare, sa: Supraangulare. $\frac{5}{6} \times$ nat. Gr.

Strecke gleich, um gegen die Kieferspitze wieder etwas zuzunehmen. Der Unterkiefer lässt sich in zwei Teile gliedern: in einen caudalen, kurzen Abschnitt, der das Kiefergelenk aufnimmt, und einen langen, schmalen, vorderen Abschnitt. Dieser fällt durch sein starkes Relief und seine beträchtliche Dicke auf, die gegen hinten allmählich abnimmt. Beide Unterkieferhälften haben zahlreiche Frakturen erlitten, die von dorsal nach ventral ziehen oder den Knochen schräg zu dieser Richtung durchlaufen. Vor allem im mittleren und vorderen Abschnitt sind bei beiden Unterkiefern obere Partien ausgebrochen. Die oberste Schicht fehlt auch den Hinterenden. Die Zähne sind recht gut, aber nicht überall vollständig erhalten. Die Knochennähte lassen sich an einigen Stellen ermitteln, zeichnen sich jedoch nur undeutlich ab.

a) Die Angularia (a, Fig. 26, 27)

Das Angulare zeigt aussen etwa die Form eines rechtwinkligen Dreiecks, dessen Katheten bis zum ventralen Caudalende gerade verlaufen, um sich dort in einem nach aussen verlaufenden Bogen zusammenzuschliessen. Der lange Hypotenusenrand verläuft etwas vor dem mittleren Teil dem Ventralrand des Unterkiefers parallel, biegt dann nach unten ab und nähert sich dem Ventralrand, um mit ihm im Bereiche der marginalen Rinne am Dentalospleniale

eine längere Strecke weit parallel zu laufen. Er trifft etwas vor der Mitte der Längserstreckung des Unterkiefers mit dem Ventralrand zusammen. Der Hypotenusenrand des Angulare ist nur stellenweise als breite Naht oder Vertiefung erkennbar. Diese Naht trennt das Angulare im hinteren Abschnitt vom Supraangulare und im vorderen Teil vom Dentalospleniale.

Am Angulare des rechten Unterkiefers sind im hinteren Bereich noch Rudimente der obersten Knochenschicht zu erkennen, die ein Oberflächenrelief mit warzenartigen Erhebungen zeigen. In den übrigen Teilen, wo diese Schicht fehlt, ziehen von den Ecken und vom längsten Rand gegen das Knocheninnere feine, als Rillen entwickelte Ausstrahlungslinien gegen das hintere untere Ende. Sie konvergieren und enden in der Zone des Ossifikationszentrums. Das rechte Angulare ist ein plattiger Knochen, dessen ventraler caudaler Rand vom Supracleithrum überdeckt ist.

Am Angulare des linken Unterkiefers ist ein Fragment ausgebrochen und liegt in der dorsalen Region des caudalen Teiles isoliert. Es weist eine beträchtliche Dicke auf und besitzt die Umrisse eines rechtwinkligen Dreiecks. Es handelt sich um die dicke äussere Platte des Angulare. Am Hinterende des Ventralrandes, wo das Verknöcherungszentrum liegt, ist eine kolbenartige Ausbuchtung. Von hier aus führen feine Rillen über den ganzen Knochen hinweg bis zu den Rändern. Die dünne innere Schicht ist am Un-

terkiefer in natürlicher Position zu erkennen. Eine Ausstrahlung vom ventralen Caudalende gegen alle Ränder ist auch hier zu beobachten. Die dieser Struktur angehörenden Elemente treten als kräftige Leisten hervor. Die Umrisse dieses Angulare entsprechen denen des rechten Unterkiefers. Am längsten Rand sieht man eine breite Furche, die in ihrem caudalen Bereich dem Ventralrand annähernd parallel läuft und im vorderen Abschnitt ventralwärts abbiegt und dann weiter vorne verschwindet. Sie tritt ganz vorne wieder als schwache Rinne auf, kurz bevor sie zum Ventralrand zieht. Über dieser Furche sieht man eine weitere, die sich im caudalen Teil der ersten nähert. Der Punkt, wo sich Rand und Furche treffen, ist nicht zu sehen. Wie am rechten Unterkiefer gehen diese Furchen ineinander über und grenzen das Dentalospleniale gegen hinten ab, wobei die dorsale Furche das Dentalospleniale vom Supraangulare trennt. Nach E. NIELSEN (1949, pp. 241–242) grenzt das Angulare im dorsalen hinteren Abschnitt an das Supraangulare und im vorderen an das Dentalospleniale, im hinteren Teil mit der Innenfläche an den verknöcherten Abschnitt des Meckelschen Knorpels und im vorderen Bereich an die hintersten Partien des Praearticulare.

b) *Die Supraangularia* (sa, Fig. 26, 27)

An beiden Unterkieferhälften ist das Supraangulare nur mangelhaft erhalten. Am rechten Unterkiefer löst sich der Knochenkomplex des caudalen Abschnittes an der dorsalen Partie in ein unübersichtliches, aus Knochensplintern be-

stehendes Gewirr auf, das vielleicht Teile des Angulare und des Supraangulare enthält. Am linken Unterkiefer sind die Abschnitte, die zum Supraangulare gehören, grösstenteils von der darüber liegenden Platte des Angulare zugedeckt.

Nach E. NIELSEN (1949, p. 242) trägt das Supraangulare einen breiten, dorsalen Fortsatz, der von E. STENSIÖ (1932) noch als *Processus angularis* (dorsaler Fortsatz des Angulare) bezeichnet wurde. Vom vorderen Bereich des Dorsalrandes verläuft eine Platte in medialer Richtung, deren Höhe allmählich zunimmt. Der distale Abschnitt beteiligt sich an der Bildung der Öffnung für den Adductor des Kiefers. Der hinterste Teil der medialen Seite bedeckt antero-dorsale Partien der Aussenseite des Meckelschen Knorpels, während der übrige Teil an der Bildung der medialen Fläche der Grube für die Kiefermuskeln teilnimmt. Das Ossifikationszentrum liegt im hintersten Abschnitt dieses Knochens.

c) *Die Dentalosplenialia* (dsp, Fig. 26, 27)

Das Dentalospleniale bildet den Hauptteil der Aussenwand des Unterkiefers. Gut erhalten ist es am rechten Unterkiefer. Es wird begrenzt von einem langen ventralen und einem langen dorsalen sowie einem kurzen hinteren Rand, der von vorn ventral schräg wellenförmig nach hinten dorsal verläuft. Hier grenzt das Dentalospleniale über eine weite Strecke an das Angulare an. Der Dorsalrand setzt sich aus einem zahntragenden langen und einem hinteren kurzen, zahnlosen Teil zusammen, der als Grube entwickelt ist. Diese trennt das Dentalospleniale vom Supraangulare und trifft hinten mit dem langen Rand des Angulare zusammen.

Am Dentalospleniale ziehen marginal zwei Furchen beiden Längsrändern parallel, die sich vorne vereinigen. Sie trennen einen mittleren, stark gewölbten Teil von zwei äusseren, einigermassen glatten Partien ab. Am Dorsalrand verliert sich die Furche allmählich im Bereich des Angulare bzw. des Supraangulare. Am Ventralrand lässt sich die Furche bis an das caudale Ende verfolgen. Die beiden Furchen treffen sich etwa 2,5 cm hinter dem Vorderende des Unterkiefers. Die Furchen sind in die Oberflächenstrukturen der oberen Knochenschicht eingesenkt. Im mittleren Teil überwiegen grosse Tuberculi und Striae, während im äusseren Bereich ganz feine Oberflächenstrukturen häufiger sind. Etwas vor dem Punkt, wo die beiden Furchen zusammentreffen, liegt auf mittlerer Höhe das Ausstrahlungszentrum des Dentalospleniale. Am vorliegenden Exemplar ist es von feinen Oberflächenstrukturen zugedeckt und entzieht sich der Beobachtung. Die Ausstrahlungslinien sind weiter hinten im ventralen Bereich zu sehen, weil dort die Deckschichten weggebrochen sind. Es sind lange, den Knochen in der Längsrichtung durchziehende Leisten, die gegen das Vorderende leicht konvergieren. Hier zeigt der Knochen eine goldgelbe Farbe (Pyrit), während die Teile mit unversehrter Knochenoberfläche schwarzbraun sind. Diese Verhältnisse sieht man am linken Unterkiefer noch schöner, da im mittleren Abschnitt grosse Stücke der oberflächlichen Knochenpartien fehlen. Als Besonderheit ist hier im dorsalen Mittelstück die feine, krümelige Oberflächenstruktur in grosse, warzenartige Erhebungen aufgelöst. Die-

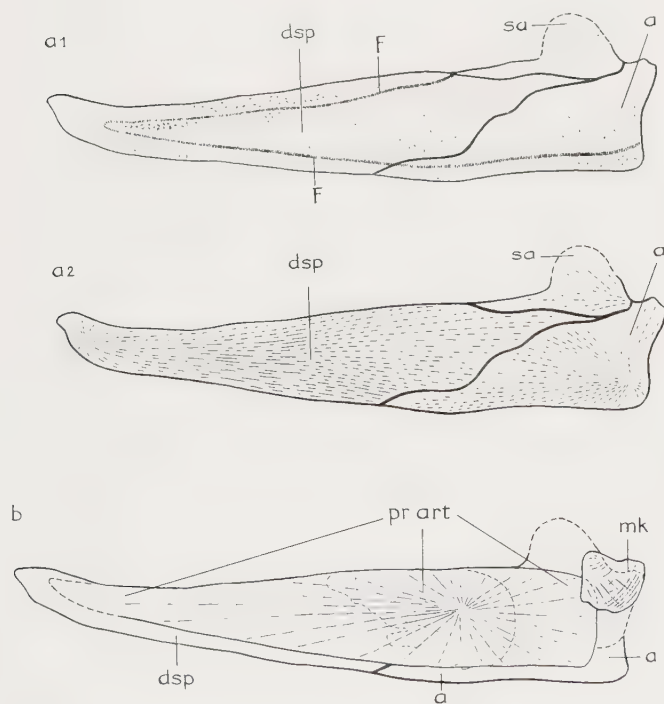


Fig. 27

Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina). Unterkiefer, Rekonstruktion.

a₁: Ansicht von aussen mit Oberflächenstrukturen, F: Furche.

a₂: Ansicht von aussen mit Ausstrahlungslinien.

b: Ansicht von innen.

a: Angulare, dsp: Dentalospleniale, mk: Meckelscher Knorpel, Pars articularis, pr.art: Praearticulare, sa: Supraangularia. $\frac{3}{5} \times \text{nat. Gr.}$

se Elemente treten wieder am Vorderende beider Unterkieferhälften hervor, wo einige davon sich zusätzlich zu Leisten verbinden.

Das Dentalospleniale zeigt im mittleren Teil die grösste Höhe. Im vorderen, zahntragenden Abschnitt zeichnet es sich durch seine beträchtliche Dicke aus, um sich gegen hinten zu verflachen. Dentalospleniale-Innenseite, Angulare und Meckelscher Knorpel mit Kiefergelenk stellen die Angriffspunkte und -flächen für die Kiefermuskulatur.

Nach E. NIELSEN (1949, pp. 242–243) steht das Dentalospleniale aussen mit dem Angulare und Supraangulare in Verbindung und überdeckt in einem beträchtlichen Ausmass diese Knochen. Innen grenzt es fast über die ganze Längserstreckung an das Praearticulare.

d) *Die Praearticularea* (pr. art., Fig. 26, 27, 28)

Nach E. NIELSEN (1949, pp. 240, 244, Fig. 74) befindet sich auf der medialen Seite der Mandibula als einziger Dermalknochen das Praearticulare. Es ist eine vertikal orientierte, in ihren Umrissen dreieckförmige Platte. Sie wird von einem kurzen hinteren, einem langen dorsalen und einem langen ventralen Rand begrenzt. Am Knochen fällt seine beträchtliche Länge auf. Sein hinterer Rand liegt medial zum Hinterende der Adductor-Öffnung. Das Vorderende liegt nicht weit von der Symphyse entfernt. Dem hinteren Knochenende näher als dem vorderen, nicht weit unterhalb des Dorsalrandes, befindet sich das Ausstrahlungszentrum. Der hinterste Abschnitt der Aussenseite des Praearticulare bedeckt den vorderen Teil der medialen Seite des Meckelschen Knorpels und ist mit ihm fest verbunden. Er steht mit der dorsalen und ventralen Innenseite des Dentalospleniale sowie mit der ventralen Innenseite des Angulare in Verbindung und bildet so den grösseren Teil der medialen Wand, wo die Kiefermuskulatur angreift.



Fig. 28
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).
Praearticulare (pr.art). Nat. Gr.

Am vorliegenden Exemplar findet man am linken und in ähnlicher Ausbildung am rechten Unterkiefer dorsal vom zahntragenden Abschnitt eine lange Knochenpartie, die kleine Zähnnchen trägt. Am linken Unterkiefer nimmt sie ihren Ursprung von der äusseren Platte des Angulare (welches die hintersten Abschnitte dieser Zahnreihe überdeckt) und zieht dann dem zahntragenden Rand des Dentalospleniale entlang, sich diesem allmählich nach vorn nähernd, um im vordersten Teil in das Dentalospleniale einzutreten. Bei der Einbettung ist das Praearticulare dorsal verschoben worden und so etwas aus der natürlichen

Lage abgedrängt. Ferner ist ein Fragment enthalten, das ei- bis dreieckförmig ist, und offenbar den caudalen Teil des Praearticulare repräsentiert. Eine Randpartie desselben liegt unter dem linken Maxillare. Der andere, teilweise zackig ausgefrante Rand ist als Bruchstelle aufzufassen, da der spitz auslaufende vordere Abschnitt hier fehlt. Das Ausstrahlungszentrum liegt etwa 2 cm vom Hinterende und etwa 1 cm von dem ans Maxillare grenzenden Rand entfernt. Von diesem Zentrum aus führen deutliche Ausstrahlungslinien nach allen Seiten zur Knochenperipherie. Den Knochen durchziehen teils gerade, teils gebogene Frakturen. Diese Läsionen treten als dicke Rinnen hervor und werden zum Teil von kleinen Brüchen überkreuzt. Der Knochen ist dünn und flach.

e) *Die Meckelschen Knorpel* / *Partes articulares* (mk, Fig. 27, 29)

Nicht mehr in natürlicher Lage, sondern neben dem hinteren Abschnitt des dermalen Schädeldaches befindet sich ein verknöchert Teil des Meckelschen Knorpels.

Nach E. NIELSEN (1949, pp. 240–241) bedeckt der hinterste Abschnitt des Praearticulare den vorderen Teil des verknöcherten Abschnittes des Meckelschen Knorpels auf der Innenseite. Auf der Aussenseite überdeckt ihn der hintere, breite Teil des Angulare.



Fig. 29
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).
Meckelscher Knorpel, Pars articularis (mk). Nat. Gr.

Am vorliegenden Exemplar hat er die Form eines Kreissektors, wird also von einem gerundeten und zwei geraden Rändern begrenzt. Die beiden letzteren schliessen einen spitzen Winkel ein. Im Bereich dieses Winkels ragt der Knochen stark aus dem Gestein heraus. Er besitzt hier die grösste Dicke. Man erkennt eine flächige, dreieckförmige Erhebung für das Kiefergelenk. Die Pars articularis des Meckelschen Knorpels bildet eine wannenartige Mulde. Diese repräsentiert nach E. NIELSEN (1949, p. 241) den hintersten Abschnitt für die Grube der Kiefermuskeln. Der Knochen zeigt dem Betrachter die Innenseite. Der kreisförmige Rand geht in einen gewellten über. Ein Retroarticular-Fortsatz fehlt. Von der Stelle aus, wo der kreisrunde Rand in einen welligen übergeht, zieht eine von zwei starken Rillen begrenzte Leiste in das Knocheninnere, wo zusätzliche radiale Rillen auftreten.

Der mandibulare Sinneskanal entspringt nach E. NIELSEN (1949, pp. 240, 258, Fig. 74) am Dorsalende des Angulare und zieht zum Ossifikationszentrum, biegt dort um und setzt seinen Lauf parallel und nahe dem Ventralrand des Angulare fort, worauf er in das Dentalospleniale eintritt, dessen Ossifikationszentrum durchläuft und am Vorderende des Ventralrandes endet. Am vorliegenden Exemplar ist er nicht zu sehen.

Diskussion und Vergleiche

Den Dorsalfortsatz am Supraangulare nennt E. STENSIÖ (1932) Processus angularis, da er das Supraangulare noch nicht als eigenes Knochenelement ausgeschieden hat. Er dient nach E. NIELSEN (1949) als Ansatz für den M. adductor mandibulae und teilweise als Widerlager für das Kiefergelenk. Er steht mit der intensiven Verlängerung des Unterkiefers bei *Birgeria* im direkten Zusammenhang. Spezielle Merkmale am Unterkiefer von *Birgeria* sind:

1. Langer Unterkiefer mit einem starken Dorsalfortsatz am Supraangulare.
2. Das Fehlen selbständiger Coronoide.
3. Das Auftreten von nur einem Praeartulare.
4. Reduktion des knöchernen Teiles des Meckelschen Knorpels in den cranialen Partien.

Für das Exemplar von Val Porina ist der hohe, massive Unterkiefer mit seinem dorsal leicht abgebogenen vorderen Abschnitt typisch.

Sehen wir davon ab, so zeigt der Unterkiefer von *Birgeria* mit demjenigen verschiedener Palaeonisciden (*Pteronisculus*, J. P. LEHMAN, 1952, pp. 49, 61–63; *Palaeoniscus*, H. ALDINGER, 1937) ein ähnliches Verhalten, was Knochenform, Anordnung und Ausstrahlungslinien betrifft. *Cheirolepis* als ursprünglicher Vertreter der Palaeonisciformes besitzt nach J. P. LEHMAN (1947, pp. 14, 19–20) einen kurzen Unterkiefer, dessen Ossifikationszentrum am Dentalospleniale, im Gegensatz zu anderen Formen, weiter hinten liegt. Besonders zu beachten ist eine dorsalwärts gerichtete Aufwölbung des mandibularen Sinneskanals. Bei höher evoluierten Palaeonisciden hat sich der Unterkiefer verlängert, wobei sich das Ossifikationszentrum gegen vorn verlagert hat.

Die Reduktion des Unterkiefers ist schon bei *Chondrosteus* (E. HENNIG, 1925) sehr ausgeprägt, dem auch eine Bezahnung fehlt. Bei *Acipenser* (W. K. PARKER, 1882) ist er nur aus einem kleinen, als Spange entwickelten Dentalospleniale aufgebaut.

In seinen Umrissen erinnert das Dentalospleniale von *Polyodon* (T. W. BRIDGE, 1878) deutlich an dasjenige von *Birgeria*. Es trägt allerdings keine Zähne mehr. Ein dem Dorsalfortsatz homologer Abschnitt fehlt, was mit der Lebensweise dieser Fische zusammenhängt.

9. Die Zähne

Zähne des Gebisses

Am Gebiss von *Birgeria* erkennt man sofort den typischen Palaeoniscidenhabitus. Am Ober- und am Unterkiefer befinden sich je eine labiale Reihe von kleinen Zähnen, die dicht aneinandergrenzen sowie eine linguale Reihe mit grossen Zähnen, zwischen denen Lücken auftreten. Über Grössenverhältnisse gibt Tabelle 2 Auskunft. Die grossen Zähne sind bei geologisch älteren Formen (*B. groenlandica*, E. NIELSEN, 1949; *B. nielseni*, J. P. LEHMAN, 1952; *B. sp. A. A. KAZANTSEVA*, 1967) relativ klein, dafür zahlreicher und besetzen einen langen, niederen Unterkiefer, während sie bei geologisch jüngeren Formen (*B. mougeoti*, E. STENSIÖ, 1919, 1932; *B. stensiöi*, H. ALDINGER,

1931; Exemplar von Val Porina; *B. acuminata*, A. BONI, 1937; J. G. SAVAGE und N. F. LARGE, 1966) grösser, massiver und bei *B. acuminata* dolchförmig zugespitzt sind. Diese letzteren *Birgeria*-Arten besitzen zudem hohe Maxillaria. Im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung wird das Gebiss von *Birgeria* stärker und damit leistungsfähiger. Am Gebiss des Exemplars von Val Porina fällt an den grossen Zähnen auf:

- a) die Zähne zeigen grössenmässig Unterschiede;
- b) die Länge der Lücken schwankt;
- c) die vordersten Zähne sind hakenartig nach hinten abgebogen (Fangzähne).

Am Unterkiefer belegen die kleineren Exemplare der grossen Zähne vorwiegend den vorderen Abschnitt, während man die grösseren Exemplare vor allem in den hinteren Partien findet. Dazwischen sind sie von mittlerer Grösse. Der linguale Zahnbesatz des Maxillare zeigt ein komplexes Verhalten. Hier befinden sich die kleineren Zähne in der hinteren Region, während die grösseren den vorderen Teil besetzen (Fig. 30). In dieser Hinsicht verhält sich *B. acuminata* gleich, während stratigraphisch ältere Formen wie *B. nielseni* oder *B. groenlandica* dieses Merkmal nicht zeigen.

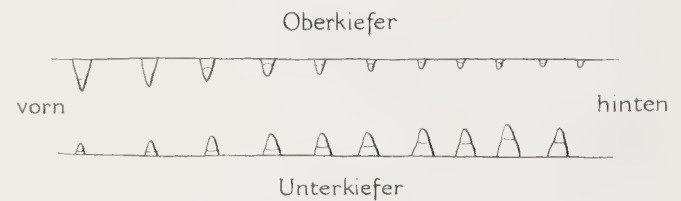


Fig. 30

Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).
Bezeichnung des Ober- und Unterkiefers (schematisch).

Die zahntragenden Ränder von Maxillare und Unterkiefer sind S-förmig gebogen. Bei Formen mit kurzen Schädeln wie *B. acuminata* oder dem Exemplar von Val Porina ist diese S-Krümmung stärker betont. Ziehen wir eine Hilfslinie zwischen der lingualen Zahnreihe des Maxillare und der lingualen Zahnreihe des Unterkiefers, so zeigt sich die S-Krümmung wesentlich schwächer. Durch die verschiedene Länge der einzelnen lingualen Zähne wird die extreme S-Krümmung an Ober- und Unterkiefer etwas abgeschwächt und ausgeglichen.

Die grossen Zähne am Unterkiefer von *B. acuminata* schliessen stellenweise dicht aneinander an, was ich bei anderen Arten nicht beobachten konnte.

Zähne der Dermalknochen

Folgende Dermalknochen des Exemplars von Val Porina sind bezahnt:

	ganz kleine	kleine	grosse Zähne
Maxillare	+	+	+
Supraangulare	+	+	+
Dentalospleniale	+	+	+
Praeartulare	+	+	—

Im Gegensatz zu den Befunden von E. NIELSEN (1949, pp. 254–256) bei *B. groenlandica* konnte ich am Exemplar

von Val Porina am fragmentarisch erhaltenen Rostropraemaxillare, am Ectopterygoid und an den Branchialbögen keine Zähne feststellen.

Morphologie

Am Ober- und am Unterkiefer lassen sich nach Grösse und Lage im Knochen vier Zahntypen unterscheiden:

Grosse Zähne, Fangzähne der lingualen Seite des Kiefers. Es sind hohe Kegel mit abgerundeter Spitze (Fig. 31, 32). Jeder Zahn lässt sich in drei Abschnitte gliedern:

- a) *einen Zahnsockel*, den *basalen Teil*, von annähernd zylindrischer Gestalt. Er besitzt eine in Richtung zur Spitze verlaufende Riefung. Zwischen zahlreichen feinen Leisten treten etwas dickere hervor. Diese bestehen aus feinen Leistchen. Darüber folgt:
- b) *das «Band»*, eine schmale Anschwellungszone mit Leisten, die nicht mehr so zahlreich sind wie am Sockel. Hier greift das sogenannte Email de collet über die Durodentinkappe hinweg. Darüber folgt:
- c) *die Zahnschmelzspitze*. Auf ihrer Oberfläche sind relativ breite Rinnen sowie Leisten festzustellen, die vom «Band» her leicht gewellt zur Spitze ziehen. Direkt über dem «Band» sieht man zahlreiche kurze Leistchen, die freier enden (siehe Fig. 32).

Selten verlaufen Leisten und Rinnen ununterbrochen zur Spitze. Sockel und Spitze besitzen vorwiegend eigene Oberflächenelemente.

Der Zahnsockel ist dunkelgrau gefärbt, während die Zahnschmelzspitze weiss oder gelb glänzt. Die dunkelgraue Schicht scheint offenbar an der Spitze zu fehlen. Zu diesen grossen Zähnen gesellen sich:

Kleine Zähne (kleine Mundzähne) (Fig. 31), die meistens nur etwa ein Viertel oder Fünftel der Höhe der grossen Zähne besitzen. Sie liegen am Kiefer labial und sind den grossen Zähnen vorgelagert. Morphologisch entsprechen sie den grossen Zähnen, mit dem Unterschied jedoch, dass am Zahnsockel und an der Zahnschmelzspitze weniger Rinnen und

Leisten ausgebildet sind. Diesen kleinen Zähnen folgen labialwärts:

Sehr kleine Zähne (Fig. 31), die nur etwa zwei Drittel der Grösse der kleinen Zähne aufweisen. Leisten und Rillen sind gut, das «Band» ist kaum erkennbar.

Hautzahnchen (Denticles) bilden zum Teil auf Deckknochen (Parasphenoid, Nasale, Unter- und Oberkiefer usw.) regelmässige Überzüge. Es sind kleine warzenartige Erhebungen, die in runden Vertiefungen des Knochens liegen (siehe Abschnitt: Die Dermalknochen, Oberflächenstrukturen, S. 41-42, Fig. 39).

Die verschiedenen *Birgeria*-Arten unterscheiden sich in der Vertikalstreifung der Zahnschmelzspitze wie folgt:

	Streifung:
<i>B. groenlandica</i> STENSIÖ	wenig-schwach
<i>B. mougeoti</i> (AGASSIZ), Spitzbergen	intensiv
<i>B. mougeoti</i> (AGASSIZ), germanischer Muschelkalk	fehlt vielleicht sekundär
<i>B. stensiöi</i> ALDINGER, Exemplar von Val Porina	deutlich ausgebildet
<i>B. nielseni</i> LEHMAN	schwach
<i>B. acuminata</i> (AGASSIZ)	grosse Zähne glatt, kleine Zähne mit Vertikalstreifen

Der Sockel besteht innen aus Normodontin und aussen aus dem dünnen Überzug des Email de collet, der etwas über das «Band» hinwegzieht. Die Spitze besteht aus Normodontin mit aufgelagertem Durodentin.

Mikroskopischer Bau⁷⁾

Am Aufbau des Palaeonisciden- bzw. *Birgeria*-Zahnes beteiligen sich verschiedene Hartschichten⁸⁾.

⁷⁾ Auf Anregung von Prof. Dr. W. GROSS wurden Dünnschliffe von Zähnen verschiedener Grösse und von Knochenpartien des Unterkiefers sowie von Schwanzschuppen, Fulcren und Lepidotrichia des Exemplars von Val Porina hergestellt. Zu grossem Dank bin ich Präparator J. AICHINGER verpflichtet, weil ein grosser Teil von Dünnschliffen von ihm angefertigt wurde. Zu Vergleichszwecken stellte J. AICHINGER Dünnschliffe durch Schuppen und Schuppenschilder des Störs (*Acipenser sturio*) her. Ferner standen am Palaeontologischen Institut der Universität Zürich bereits Dünnschliffe von Zähnen von *B. mougeoti* (AGASSIZ) zur Verfügung. Einen Teil der Dünnschliffe verdanke ich Herrn Prof. Dr. W. GROSS, der mich in Tübingen in die Herstellung von Dünnschliffen kleiner Objekte einführte. Dafür möchte ich Herrn Prof. Dr. W. GROSS recht herzlich danken. Die Technik der Herstellung solcher Präparate, die eine besondere Geschicklichkeit erfordert, hat W. GROSS (1960) in seiner Arbeit über Conodonten beschrieben.

⁸⁾ Für die Hartschichten der Zähne existieren verschiedene Bezeichnungen, die in der folgenden Liste zusammengestellt sind.

Schmelzartige Substanzen

Durodentin (W. J. SCHMIDT, 1949, 1958)

Email tubulaire / Email de collet (J. J. THOMASSET, 1930)

Vitrodentin (C. ROSE, 1898, in T. ØRVIG, 1967)

Mesodermal Enamel (T. KVAM, 1946, 1950, 1953, 1957, 1958, 1959, in T. ØRVIG, 1967)

Enameloid Substance (T. ØRVIG, 1967)

Dentin

Normodontin (J. J. THOMASSET, 1930)

Orthodontin (E. S. GUTTORMSEN, 1937)

Im folgenden verwende ich die Begriffe:

Normodontin, *Durodentin*, *Email de collet* oder *Sockelschmelz*.

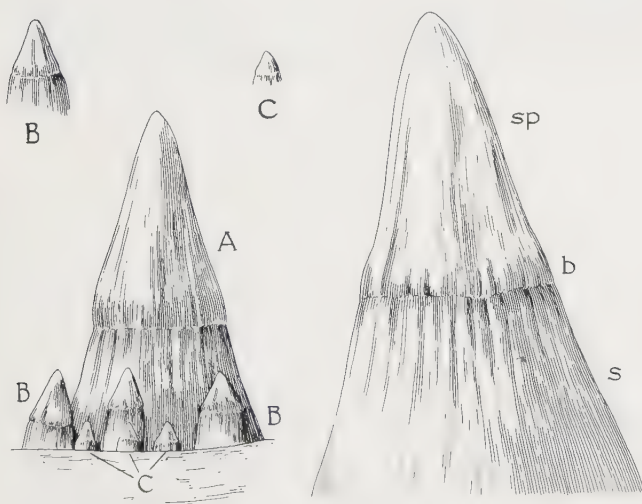


Fig. 31
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina)
Zähne. A: grosse Zähne, B: kleine Zähne, C: sehr kleine Zähne,
s: Sockel, b: «Band», sp: Spitze.



Fig. 32

Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina) Grosser Zahn. a: von labial, b: Seitenansicht. 22× nat. Gr.

Der Zahnsockel besteht zur Hauptsache aus *Normodentin*. Es ist chemisch eine Kollagenmatrix mit eingelagerten Kristallen von Hydroxylapatit. Eine grosse *Pulpahöhle* reicht bis in die Zahnspitze. Dem Zahnsockel sitzt ein Hütchen oder eine Kappe aus härterem Material auf. Im Gegensatz zum Sockel leuchtet deshalb die Kappe im Polarisationsmikroskop hell auf. Die Kappe keilt gegen die Basis aus. Auch an der Aussenseite des Sockels findet man eine hell aufleuchtende Substanz, die als dünner Überzug dem Sockel aufliegt und ein Stück weit über das Hütchen hinwegzieht. Diese Hartsubstanz bezeichnet J. J. THOMASSET (1930) als «*Email de collet*». Zahlreiche Röhren durchziehen das Normodentin und lassen sich von der Pulpa in die

Hartsubstanz der Kappe verfolgen, wo sie die Richtung etwas ändern. Sie nehmen die *Fortsätze der Odontoblasten* (*Tomesche Fasern*) auf, deren Zellkörper in der Pulpa liegen. Nach S. E. GUTTORMSEN (1937) und B. PEYER (1968) besteht das Hütchen nicht aus echtem Schmelz, weil Dentinröhren auftreten. Es handelt sich nach diesen Autoren um umgewandeltes Dentin. Auf Grund zahlreicher polarisationsoptischer Untersuchungen kommt W. J. SCHMIDT (1958, pp. 161–163) zum Schluss, dass sowohl die Hartsubstanz des Hütchens als auch das *Email de collet* umgewandeltes Dentin sind, das er als *Durodentin* bezeichnet. Hier ist das Kollagen fermentativ herausgelöst und an seiner Stelle Hydroxylapatit eingelagert. Deshalb erhält diese

Substanz einen schmelzartigen Habitus. Im Gegensatz zu W. J. SCHMIDT (1958) halten B. PEYER (1968) und S. E. GUTTORMSEN (1937) die Hartschubstanz des Sockels, das Email de collet, als echten Schmelz, und zwar auf Grund seiner verschiedenen Doppelbrechung und des Fehlens von Dentinröhrchen.

Zähne des Exemplars von Val Porina

Im folgenden sollen zwei Vertikalschliffe beschrieben werden.



Fig. 33
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).
Kleiner Zahn (Vertikalschliff). Gesamtansicht. 76 $\times$ nat. Gr.

Bei dem in Fig. 33 dargestellten Präparat handelt es sich um einen kleinen Zahn mit einem massiven Sockel, auf dem eine hohe Kappe aufgebaut ist. Im Zentrum des Zahnes erstreckt sich die Pulpahöhle in Richtung zur Zahnschpitze. Etwas unterhalb der Grenze Pulpa-Durodentin spaltet sich die Pulpahöhle in dickere Röhrchen auf, die sich in der Normodentinmatrix etwas verzweigen. An der Grenze der Pulpa zum Durodentin (in der Zahnschpitze) treten an den Röhrchen unregelmässige Verdickungen auf. Von diesen zweigen dünne Dentinröhrchen in Richtung der Zahnschpitze ab. Sie laufen einander parallel und ziehen als feines Büschel in die Durodentinakappe (Fig. 34).



Fig. 34
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).
Kleiner Zahn (Vertikalschliff). Zahnschpitze. 240 $\times$ nat. Gr.



Fig. 35
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).
Kleiner Zahn (Vertikalschliff). Email de collet greift etwas über das Durodentin hinweg. 192 $\times$ nat. Gr.

Sowohl von der Zahnbasis als auch von der Pulpa aus strahlen Dentinröhrchen in das Normodentin ein, das im Lichtmikroskop braun aufleuchtet, während die Durodentinkappe hell und glasig erscheint. Die Röhrchen der Pulpa biegen nach kurzem Verlauf um etwa 90° um und ziehen vertikal zur Grenze Normodentin/Durodentin. Dort knicken sie in einem spitzen Winkel ab und treten in das Durodentin ein. Keines durchstösst die Durodentinkappe vollständig; alle enden vorher. Um den Sockel liegt als dünne Schicht das Email de collet. Im polarisierten Licht leuchtet es bedeutend heller auf als das Durodentin. Bei stärkerer Vergrösserung (Fig. 35) sieht man das Email de collet deutlich über das Durodentin vorgreifen.

Ein weiteres Präparat (Fig. 36) zeigt einen Schliff durch zwei sehr kleine Zähne, ohne Anzeichen von Durodentin, sowie ein grösseres Zähnnchen mit einer Durodentinkappe. Alle diese Zähne sind von Knochensubstanz umgeben, die auch mit ihren Lacunen durch das Zahnpräparat durchschimmert. Das grössere Zähnnchen besteht aus deutlich organisiertem Normodentin, einer kleinen Durodentinkappe sowie dem Email de collet.

Das Normodentin ordnet sich um eine schmale, nach der linken Seite ausgebuchtete Pulpa an, die nicht bis zur

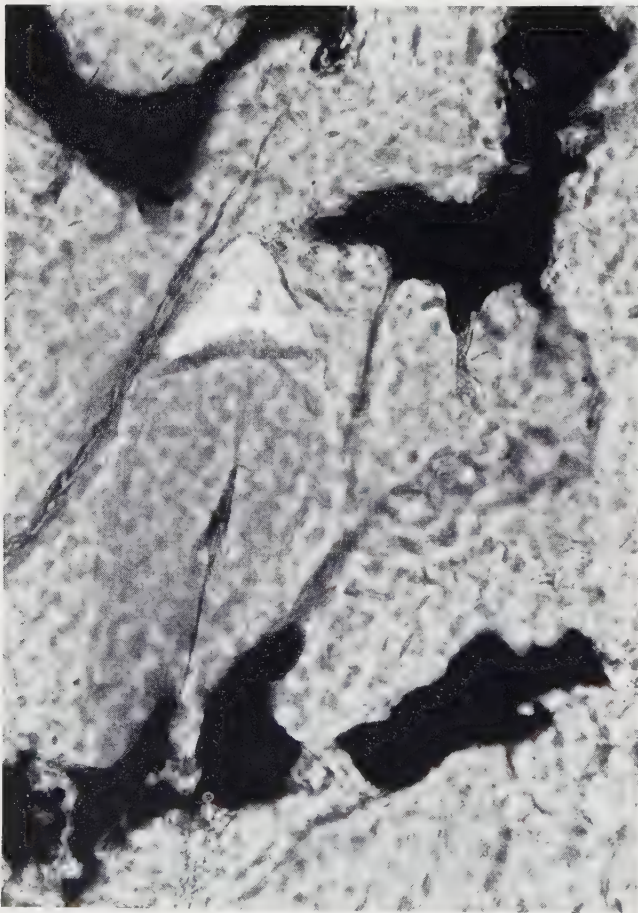


Fig. 36
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).
Kleiner Zahn und sehr kleine Zähnnchen in Resorption (Vertikal-
schliff). 192× nat. Gr.

Durodentinspitze vorgreift. Von ihr aus führen dünne Dentinröhrchen zur Zahnperipherie und treten auch in den Bereich des Durodentins ein, wo sie die Richtung ändern. Diese Kanälchen biegen ganz leicht gegen unten ab, bevor sie die Oberfläche des Zahnes erreichen. Sie sind zahlreich und sehr dünn. Bei stärkerer Vergrösserung (Fig. 37) sieht man im Gebiet der Peripherie Verzweigungen. Diese Bauelemente durchziehen die Anwachsstreifen des Normodentins in einem etwa rechten Winkel. Die Anwachsstreifen verlaufen der Pulpa parallel. Sie sind ausserordentlich zahlreich; es dürften ihrer etwa 70 bis 80 sein. Bei Schrägbeleuchtung des Objektes (Fig. 37) lassen sich vier bis fünf konzentrische, diesen Strukturen parallel angeordnete Streifen erkennen, die sich an gewissen Stellen reliefartig vom Untergrund abheben (Wachstumsperioden?). Bei ausgewachsenen Zähnen sind diese Anwachsstreifen nicht zu beobachten. Das Normodentin erscheint einheitlich, und es treten nur die Röhrchen hervor.

In unserem Präparat wird das Normodentin gegen das Durodentin von einer nach oben umbiegenden schmalen, sichelförmigen (eher dunklen) Fläche abgegrenzt. Sie enthält eine Ansammlung von Kristallen, die photographisch nur sehr schwer dargestellt werden können. Es liegt eine Zone vor, wo intensiver Materialtransport stattfindet und offenbar Durodentin abgebaut wird. (Morphologisch befindet sich hier die Basis der Durodentinkappe.) Die Kristalle besitzen einen würfeligen oder kurzsäuligen Habitus. Sie ordnen sich, soweit sich erkennen lässt, an der Basis der Durodentinkappe an. Kristall schliesst sich an Kristall an. Oberhalb dieser Zone liegen die Kristalle ungeordnet. Die intensive Dunkelfärbung nimmt gegen oben allmählich ab und verschwindet. Darüber folgt ein schmales, hell aufleuchtendes Band mit undeutlichen Strukturen. Die oberhalb dieser Zone liegende Spitze leuchtet nicht mehr so hell auf und ist durchscheinend. Von der Basis des Durodentins aus führen Röhrchen in diese Hartsubstanz bis gegen die Peripherie. Die seitlichen Röhrchen biegen im Basisbereich um, während die zentral angeordneten gerade zur Zahnspitze ausstrahlen.

Unterhalb dieses Hütchens leuchtet auf beiden Seiten ein dünnes, schmales Band hell auf, das Email de collet. Es greift auch hier etwas über den Rand des Hütchens hinweg, reicht hingegen nicht zur Sockelbasis. Eine stärkere Vergrösserung zeigt, dass es aus etwa 12 bis 20 feinen, längsverlaufenden Lamellen besteht (Wachstumsphasen?).

Neben diesem grösseren Zähnnchen liegen zwei sehr kleine stumpfe Zähne, die keine Durodentinkappe besitzen. Ihre Pulpa ist durch vertikal verlaufende Spalten (Risse) angedeutet.

Nach W. GROSS (1930), A. P. BYSTROW (1939) und B. PEYER (1968) werden kleine Zähne von Knochen überwachsen, während grössere Gebisszähne teilweise resorbiert werden und dann ausfallen. Bei den Resorptionserscheinungen kommen offenbar ursprüngliche Wachstumsstadien wieder zum Vorschein. Zuerst wird das Durodentin, dann das Email de collet abgebaut, und schliesslich erfasst die Resorption das Normodentin.



Fig. 37
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina). Kleiner Zahn und sehr kleine Zähnchen in Resorption (Vertikalschliff), in schräger Beleuchtung. 432 × nat. Gr.

Zähne von *B. mougeoti* (AGASSIZ) aus dem germanischen Muschelkalk (Fig. 38)

Die isoliert gefundenen Zähne von *B. mougeoti* aus dem Muschelkalk sind im allgemeinen robuster und verhältnismässig grösser als beim Exemplar von Val Porina. Sie zeigen im Gegensatz zum letzteren deutliche Usuren. Bei einigen Exemplaren durchstösst die Pulpahöhle das Hütchen sogar ganz. Meistens ist der massive Sockel ziemlich hoch, und seine Pulpahöhle kann basal stark ausgeweitet sein. Das deutet auf Resorptionserscheinungen der Zähne vor dem Ausfall hin. A. P. BYSTROW (1939) hat in einer Arbeit dieselbe Erscheinung an Zähnen von *Crossopterygii* beschrieben. Die Dentinröhrchen sind an den Zähnen von

B. mougeoti nicht so klar zu erkennen. Da die Einbettung der Zähne langsam vorgenommen wurde, ist Kanadabalsam in die Hohlräume eingetreten.

Vergleiche und Diskussion

Alle Zähne von *Birgeria* zeigen denselben Aufbau, seien es grosse oder kleine Gebisszähne oder Übergangszähne zu Hautzahnbildungen.

Ein Diagramm (Fig. 38) zeigt Zähne verschiedener Grössenklassen. Von jeder Grössenklasse sind sowohl juvenile als auch adulte Zähne anzutreffen, die man auf Grund ihres Aufbaues unterscheiden kann: Zähne mit langem Hütchen und kurzer Basis entsprechen jungen, Zähne mit kurz-

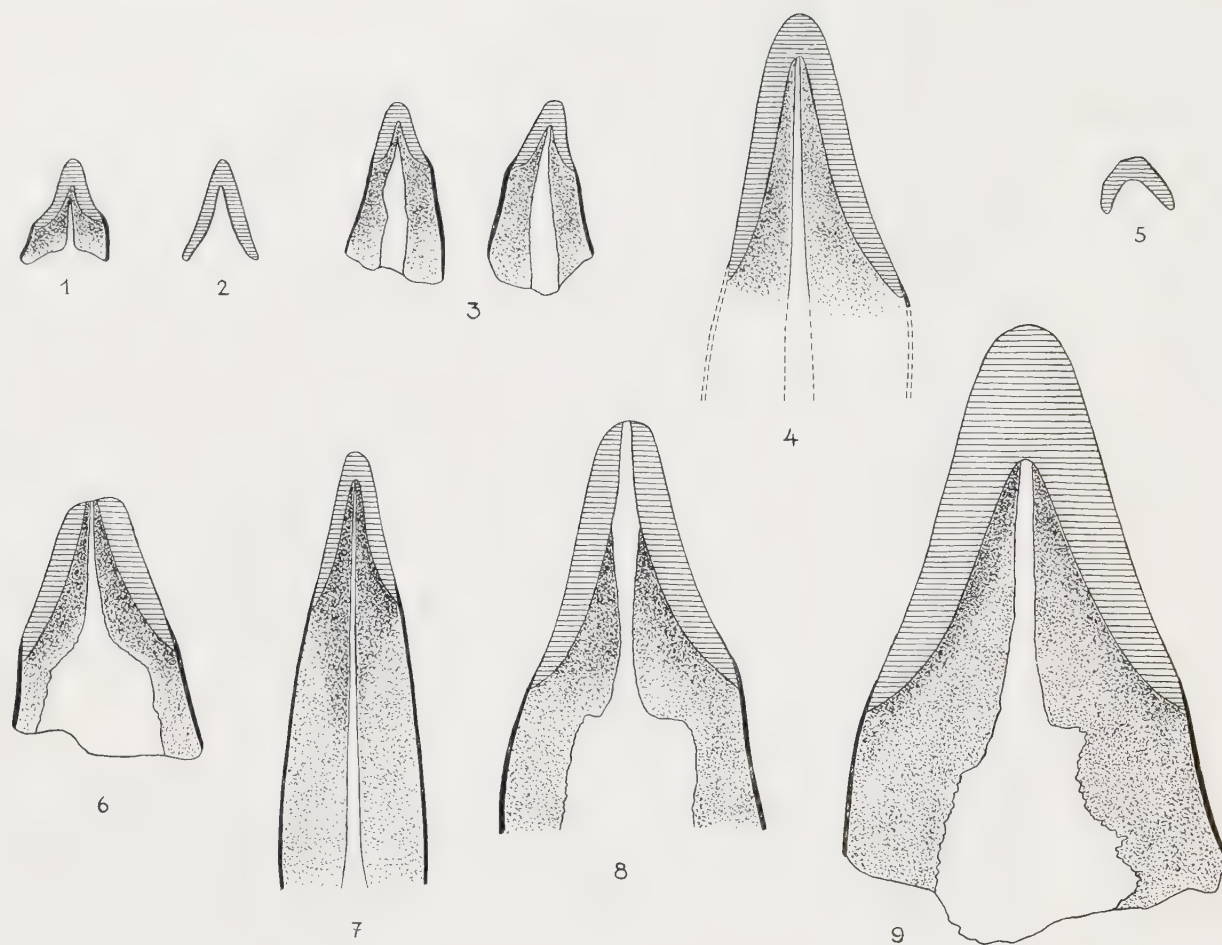
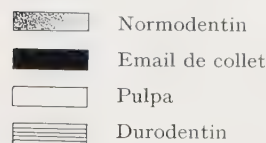


Fig. 38

B. stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina) und *B. mougeoti* (AGASSIZ).

Zähne von *B. stensiöi* 1, 2, 3, 4, 5. Zähne von *B. mougeoti* 6, 7, 8, 9. Juvenile Zähne: 1, 2 (9). Adulte Zähne: 4, 6, 7, 8, 9. Kleine Zähne: 1, 2, 3 (5). Grosse Zähne: 4, 6, 7, 8, 9. Übergang zu Hautzähnen: 5. Zirka $4\frac{1}{2} \times$ nat. Gr.



zer Kappe und langem Sockel alten Wachstumsstadien. Nach W. J. SCHMIDT & A. KEIL (1958) differenziert zuerst das Hütchen aus, später wird der Sockel aufgebaut. Das Hütchen schliesst beim Durchbruch des Zahnes seine Entwicklung ab, während der Sockel weiterwächst. Im Diagramm sind juvenile Zähne (1, 2, 5, [9]), adulte Zähne (3, 4, 7) und Zähne mit Resorption und Usur (6, 8) dargestellt. Das Diagramm enthält Zähne von *B. mougeoti* und des Exemplars von Val Porina. Im mittleren Grössenbereich überlappen die Zähne beider Arten.

Die Frage, ob die Hartsubstanzen von schmelzartigem Habitus bei Fischen dem Säugetierschmelz entsprechen, steht in neueren Publikationen (T. ØRVIG, 1951, 1967; D. F. G. POOLE, 1967) wieder zur Diskussion. Dort, wo ein Zahn gebildet werden soll, baut sich eine epitheliale Kappe auf. Diese ist imstande, schmelzartige Substanz in Richtung der Zahnpapille abzuscheiden. Es handelt sich dem-

nach um ektodermalen Schmelz. Andererseits kann diese Hartsubstanz von der mesodermalen Papille als mesodermaler Schmelz aufgebaut werden. Dieses Verhalten zeigen die Fische. Aber auch bei ihnen sind die Epithelialzellen entscheidend am Aufbau der «Schmelzkappe» beteiligt (cf. D. F. G. POOLE, 1967). Die Calciumsalze erscheinen zuerst an der Zahnschmelzspitze, um das Durodentin aufzubauen; das eigentliche Normodentin wird nachher gebildet.

Im polarisierten Licht unterscheidet D. F. G. POOLE zwei Zonen des Durodentins: eine äussere Zone frei von Dentinröhrchen mit starker Doppelbrechung und eine innere Zone mit Dentinröhrchen von schwächerer Doppelbrechung. Die äussere Zone ist härter und dürfte nach D. F. G. POOLE neben dem Hydroxylapatit den noch härteren Fluorapatit enthalten, welcher der inneren Zone fehlt. Äussere und innere Zone treten an allen *Birgeria*-Zähnen hervor.

T. ØRVIG (1951, p. 351) zieht eine Beteiligung des Ekto-derms auch bei der Bildung der schmelzartigen Substanz der Fische in Erwägung. Somit wäre der Unterschied zwischen Schmelz bei Säugetieren und Durodentin bei Fischen nicht mehr gross. Chemisch sind beide Hartsubstanzen identisch. Schmelz und Dentin können also nur nach ihrer Genese definiert werden.

10. Skulptur und mikroskopischer Bau der Dermalknochen

Oberflächenstrukturen (Fig. 39)

Als Oberflächenstrukturen treten auf:

1. Grosse rund — abgeflachte Erhebungen (Tuberculi), meist umgeben von einer ebenen, flachen Zone.
2. Grössere, schwielartige Leisten bzw. Runzeln (Striae) mit zum Teil geradem, zum Teil gekrümmtem Verlauf. Sie können sich verzweigen.

Zwischen diesen Strukturen schalten sich Vertiefungen mit kreisförmigem Umriss oder Längsfurchen ein.

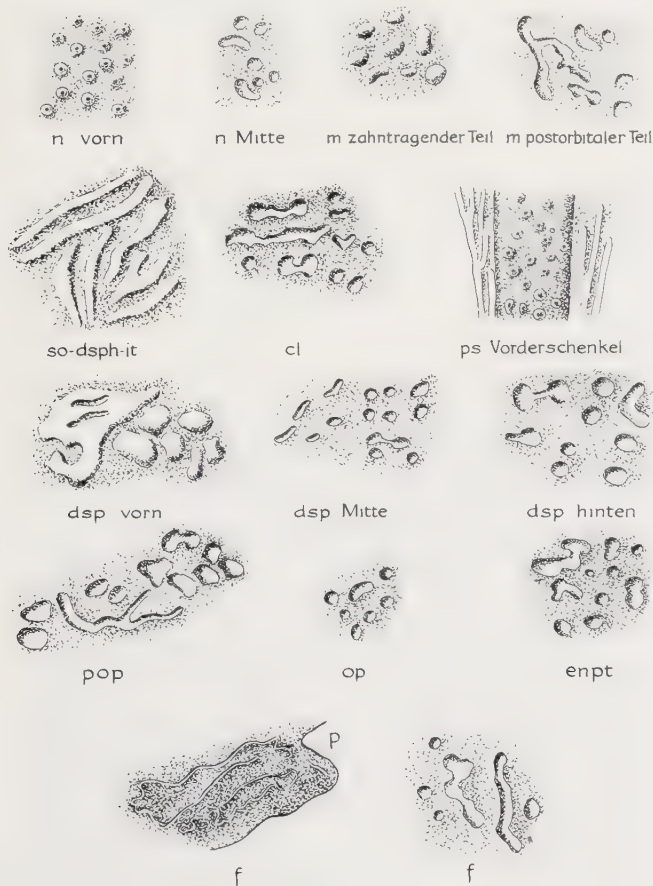


Fig. 39
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).
Oberflächenstruktur der Dermalknochen.
cl: Cleithrum, dsp: Dentalospleniale, enpt: Entopterygoid, f: Frontale, m: Maxillare, n: Nasale, op: Operculum, pop: Praeoperculum, ps: Parasphenoid, p: Parietale, so-dsph-it: Supraorbito-dermosphenotico-intertemporale.

Im folgenden sollen die Oberflächenstrukturen einiger Dermalknochen charakterisiert werden.

Kreisrunde Oberflächenelemente und schwielartige Längsfurchen besetzen gleichmässig das Postrostrale. Die Furchen konzentrieren sich auf die randlichen Regionen.

Das Nasale trägt in seinem vordersten Teil deutliche, grosse Tuberculi und ist im mittleren und hinteren Abschnitt gleich skulptiert wie das Postrostrale (Fig. 39 n).

Extrem lange Furchen ziehen im hinteren Bereich des Frontale vom Aussenrand nach hinten gegen die Grenze zum Parietale. Auch der vorderste Teil zeigt solche Strukturen. In der inneren Zone stark entwickelt, werden sie gegen die Peripherie schwächer und am Rande wieder etwas kräftiger (Fig. 39 f).

Das vorne leicht skulptierte Parietale ist vorwiegend mit runden Elementen versehen, die etwas in die Länge gezogen sein können (Fig. 39 p).

Starke Runzeln und tiefe Furchen fallen am Supraorbito-dermosphenotico-intertemporale und an Abschnitten des Supratemporale auf. Sie entspringen dem Zentralbereich und streben nach beiden Seiten gegen den äusseren Rand des Frontale zu. Sie können sich verzweigen oder verbreitern. Am Supraorbito-dermosphenotico-intertemporale nimmt ihr Ausmass allmählich gegen innen ab. Sie sind parallel zu den Ausstrahlungsrichtungen orientiert und geben dem Knochen ein deutliches Relief (Fig. 39 so-dsph-it).

Am vorderen Schenkel des Parasphenoides schliessen schmale Leisten und Gruben ein keilförmiges Feld ein, das mit grossen Tuberculi bestanden ist. Am Maxillare zeigen sich im vorderen, zahntragenden Teil runde bis ovale bis unregelmässig geformte, manchmal sanduhrförmige Eintiefungen; im hinteren Abschnitt sind sie gebogen oder verzweigt. Andere Strukturen bestehen aus zwei kurzen Schenkeln, die miteinander einen rechten Winkel bilden. Im Zentralbereich des zahntragenden Abschnittes liegen grosse Tuberculi (Fig. 39 ps, m).

Das Dentalospleniale enthält im vorderen Teil wuchtige, unregelmässig geformte Erhöhungen sowie elliptische bis kreisrunde Strukturen. Im hinteren Abschnitt sieht man kreisrunde bis langausgezogene Vertiefungen (Fig. 39 dsp).

Am Entopterygoid beobachtet man runde und längere verzweigte Oberflächenelemente (Fig. 39 enpt).

Das Praeoperculum besitzt etwa kreisrunde Vertiefungen und sich verzweigende Längsgräben, was auch für das Cleithrum gilt (Fig. 39 pop, cl).

An sanduhrförmigen Vertiefungen sieht man, dass sie aus zwei kreisrunden Gebilden hervorgegangen sind. Öfters grenzen sie nahe aneinander und sind nur durch ein schmales Zwischenstück miteinander verbunden.

Diskussion und Vergleiche

Aus Figuren entnehmen wir, dass das Exemplar von Val Porina in bezug auf Oberflächenstrukturen der Dermalknochen der Art *B. mougeoti* besonders nahe steht, da auf den Schädeldächern beider Arten Striae vorkommen. *B. groenlandica* und *B. nielsenii* fallen durch ihre breiten,

grossen, welligen Striae am Maxillare auf, die am Exemplar von Val Porina schmaler und feiner ausgebildet sind.

Nach E. STENSIÖ (1932, p. 106) entstehen Tuberculi durch Zerfall und Auflösung von Striae. Damit müssten die Tuberculi in Reihen angeordnet sein, die den Verlauf der ehemaligen Striae andeuten. Die Tuberculi sind jedoch unregelmässig angeordnet und erfüllen diese Voraussetzung nicht. Nach E. NIELSEN (1949, pp. 253–254) können sogar Tuberculi über den Striae aufgebaut sein. Mit einer feinen Nadel kann man sie von der Unterlage ablösen. Die Tuberculi stehen damit den Hautstrukturen nahe, die man auf Schuppen und Dermalknochen von *Polypterus*, *Lepidosteus* und einigen Siluriden antrifft. Man nennt sie «Denticles».

Mikroskopischer Bau

Um die Struktur von Knochen kennenzulernen, wurden einige Schliffe angefertigt. Das den Schliff auf Fig. 40a liefernde Knochenfragment entstammt der Mitte der Längserstreckung des Unterkiefers. Es lag in der Nähe des Gebisses und ist quer zur Längsrichtung des Unterkiefers orientiert. Auf Grund der Struktur und des polarisations-optischen Verhaltens heben sich folgende drei Zonen deutlich voneinander ab:

1. *Eine obere Zone:* Feingeschichtet mit parallel angeordneten Fasern. Die Knochenlakunen (= Hohlräume für die Knochenzellen und deren Fortsätze) ordnen sich nach der Schichtung.
2. *Eine mittlere Zone:* Die welligen Fasern verlaufen vertikal quer. Die Knochenlakunen sind diffus, aber regelmässig im Knochen verteilt.
3. *Eine spongiöse Zone:* Enthält zahlreiche grössere Hohlräume, die nachträglich mit Pyrit ausgefüllt wurden und unter dem Mikroskop schwarz erscheinen. Sonst zeigt das Knochengewebe eine mit 2. übereinstimmende Struktur.

Zwischen der ersten und der zweiten Zone liegt ein dunkles Band von dicht aneinanderliegenden, dünnen, welligen Fasern, die gegen unten in die Fasern der Zone 2 übertreten, jedoch nicht überall dieselbe Richtung einnehmen. Die linsenförmigen Knochenlakunen in der Zone 1 sind stark in die Länge gezogen und schmal. Die stärkere Krümmung der Linse liegt immer oben. Die Knochenzellen der zweiten Zone sind breiter, grösser, elliptisch, kreisrund oder dreieckförmig und haben, wie dies auch für die Zone 1 zutrifft, alle etwa dieselbe Grösse. Sie ordnen sich der Faserung nicht so deutlich an, wie das in Zone 1 der Fall ist. Die spongiöse Zone verhält sich wie die zweite Zone.

In den vorderen Partien ist der Unterkiefer von *Birgeria* aus dem Praeartulare innen und dem Dentalospleniale aussen aufgebaut. Der knöcherne Teil des Meckelschen Knorpels sowie das Angulare greifen nicht in die Zone vor, der das Präparat (F) entstammt. Fig. 40 b zeigt, dass die Ausstrahlungslinien des Praeartulare in dieser Zone beinahe senkrecht zu denen des Dentalospleniale verlaufen. Die Faserungsrichtung im Präparat gibt den Verlauf der

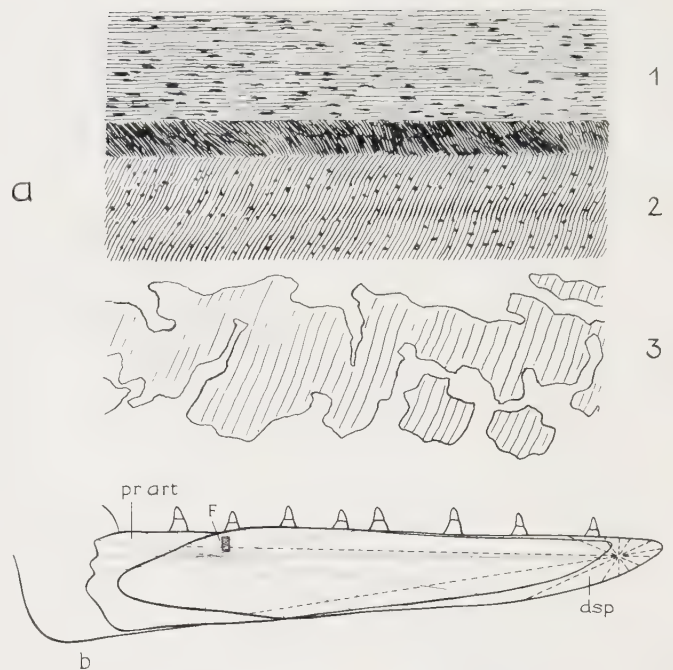


Fig. 40
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).
Unterkiefer (Längsschliff). a: 1: Zone 1, 2: Zone 2, 3: Zone 3.
b: Gegenseitige Lage vom Dentalospleniale (dsp) und Praeartulare (pr.art) am Unterkiefer. F: Knochenfragment zum Schliffpräparat.

Ausstrahlungslinien an. Das Ausstrahlungszentrum des Dentalospleniale liegt ganz vorn, an der Kieferspitze, während sich dasjenige des Praeartulare im hinteren Bereich befindet. Somit gehören die Zone 1 zum Dentalospleniale und die Zonen 2 und 3 zum Praeartulare.

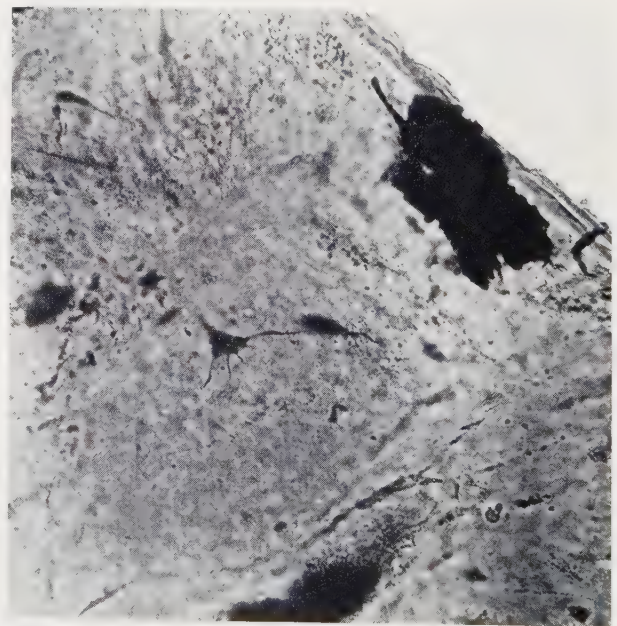


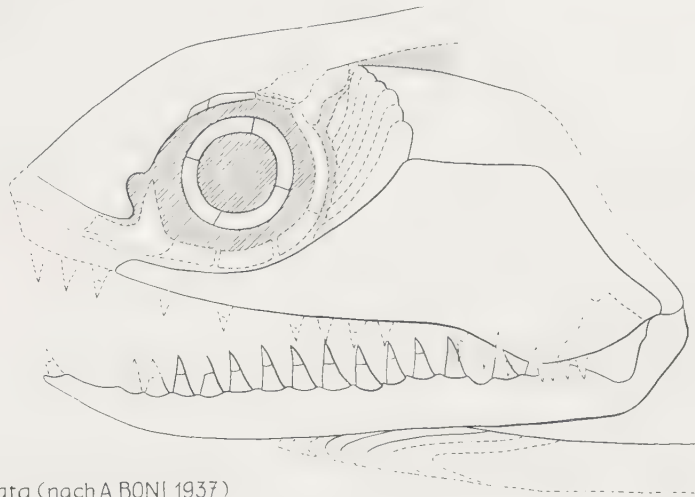
Fig. 41
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).
Unterkiefer, Knochenlakunen. 320× nat. Gr.

Zwei weitere Präparate (Fig. 36, 41) zeigen Knochenfragmente des Unterkiefers im Querschliff (also quer zu den Ausstrahlungslinien und zur Faserungsrichtung des Knochens). Eines liegt nahe dem Gebissrand und enthält die kleinen, in Resorption stehenden Zähne. Die Knochenlakunen sind hier in Form von langgestreckten Linsen ent-

wickelt. Die Hohlräume und der Verlauf ihrer Fortsätze passen sich deutlich der S-förmigen Faserungsrichtung an.

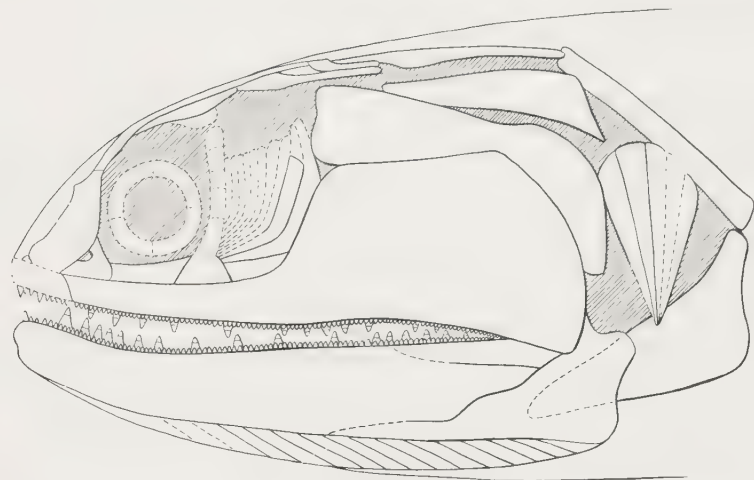
An einem weiteren Schliff (Fig. 41) sieht man eine dreieckförmige Knochenlakune mit drei Fortsätzen an jeder Ecke und zwei weiteren, die von einer Seite aus vom Hohlraum wegführen.

OBERE TRIAS : RHAT



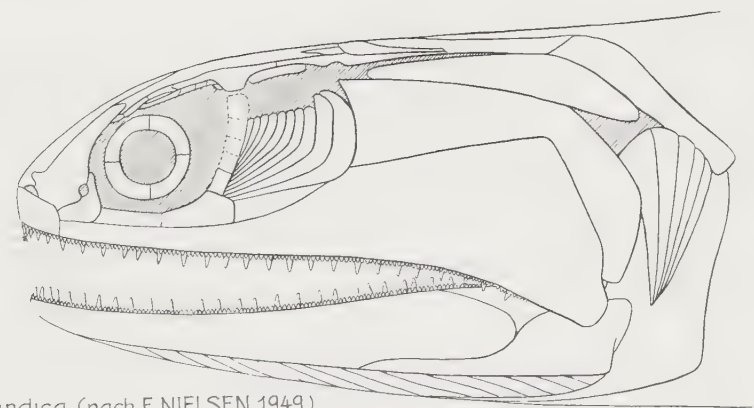
Birgeria acuminata (nach A BONI 1937)

MITTLERE TRIAS ANIS / LADIN (Grenzbitumenhorizont) Tessin



Birgeria stensiöi

UNTERE TRIAS (Untere Eotrias)



Birgeria groenlandica (nach E NIELSEN 1949)

Fig. 42
Rekonstruktion des Schädels verschiedener *Birgeria*-Arten.

Von Dermalknochen von Crossopterygiern, Labyrinthodonten und Arthrodiren hat A. P. BYSTROW (1939, p. 289, Fig. 2; 1938, p. 419; 1957, p. 261, Fig. 19) ganz ähnliche Strukturen abgebildet und beschrieben. In allen diesen Fällen ordnen sich die Knochenzellen um runde Hohlräume an: Haversche Systeme. Als Besonderheit sind diese Hohlräume bei *Birgeria* S-förmig gestaltet. Die Knochenlakunen passen sich samt Form und Fortsätzen der Fließbewegung des Knochengewebes an.

Nach T. ØRVIG (1967, pp. 99–101) liegt ein Osteonen-Knochengewebe⁹⁾ vor. Es ist durchaus möglich, dass diese Osteonen unter vorausgegangener Resorption entstanden sind, also sekundäre Osteonen darstellen. Allerdings sind bei *Birgeria* diese Osteonen weniger deutlich ausgebildet als bei Crossopterygiern (A. P. BYSTROW, 1939).

Am Dentalospleniale liegt nach T. ØRVIGS Bezeichnung ein dichtes, geschichtetes Knochengewebe vom lamellären Typus vor. Das darunterliegende Praearticulare zeigt dasselbe Verhalten wie das Dentalospleniale mit einer etwas anderen Faserrichtung. Im unteren Bereich ist der Knochen von zahlreichen Hohlräumen durchsetzt, was T. ØRVIG als Knochengewebe mit Trabekeln und Hohlräumen bezeichnet (cancellous bone tissue).

Das Auftreten von Knochenzellen in Dermalknochen von Actinopterygiern ist ein ursprüngliches Merkmal. Es ist typisch für Palaeonisciden und Holostei. Knochenzellen fehlen dagegen den Dermalknochen und Schuppen der Teleostei (T. ØRVIG, 1967; H. P. SCHULTZE, 1966).

11. Die Rekonstruktion des Schädels (Fig. 42)

Es bestehen bisher Rekonstruktionen von:

B. groenlandica (E. STENSIÖ, 1932, p. 112, Fig. 41; E. NIELSEN, 1949, p. 226, Fig. 69);

B. acuminata (A. BONI, 1937, p. 576/56, Fig. 4).

Die erste seitliche Rekonstruktion eines Schädels von *Birgeria* hat E. STENSIÖ (1932) bei *B. groenlandica* gegeben. Einzig die Nasenregion, das Schädeldach, die Orbitaregion sowie das Gebiss waren damals gut bekannt. Auf Grund eines Schädels rekonstruierte A. BONI (1937) den Schädel von *B. acuminata*. E. NIELSEN (1949) konnte erstmals eine vollständige Schädelrekonstruktion auf Grund seines reichen Untersuchungsmaterials veröffentlichen. Auch vom Exemplar von Val Porina wurde eine vollständige Schädelrekonstruktion versucht. Gewisse Partien der Orbitaregion, die an unserem Exemplar nicht erhalten sind, ergänzte ich durch punktierte Linien.

Stratigraphisch ältere Formen wie *B. groenlandica* besitzen einen ausgesprochen niederen, langen Schädel mit weit vorgelagerten Orbitae. Damit im Zusammenhang stehen die langen, niederen Kiefer, die zahlreiche, eher kleine linguale Zähne tragen. Durch die Form des postorbitalen

Abschnittes am Maxillare wird auch die Ausbildung der angrenzenden Knochen bestimmt. So besitzen stratigraphisch junge Formen wie *B. acuminata* einen ausgesprochen hohen, kurzen Schädel mit grossen, etwas weiter hinten liegenden Orbitae. Auf kurzen Kiefern stehen grosse, dolchförmig zugespitzte Zähne, die bei weitem weniger zahlreich sind als bei *B. groenlandica*. Die hinter den Orbitae liegenden Knochenelemente (zum Beispiel postorbitaler Abschnitt am Maxillare, Opercularknochen usw.) sind etwas kürzer entwickelt. Zwischen diesen beiden Extremen vermittelt das Exemplar von Val Porina mit einem etwas höheren und kürzeren Schädel als *B. groenlandica* und etwas weiter hinten liegenden Orbitae. Es zeigt diese Merkmale nicht so ausgeprägt wie *B. acuminata*. Am Exemplar von Val Porina fallen besonders die kräftigen, massiven Unterkiefer auf.

Auf Grund des Maxillare von *B. mougeoti* aus dem Muschelkalk (E. STENSIÖ, 1919) ist anzunehmen, dass diese Art einen ähnlich gestalteten Schädel besass wie das Exemplar von Val Porina.

Die Schädelform steht mit der Entwicklung und Ausbildung des Gebisses in engem Zusammenhang. Wird das Gebiss verstärkt, so wird der Schädel höher und kürzer, während die Orbitae etwas nach hinten verlagert werden. Auch die Form des Opercularapparates sowie des Parasphenoides gelangt dadurch in den Einflussbereich des Gebisses.

Auf Grund des niedrigen Maxillare von *B. mougeoti* von Spitzbergen sowie des mit dem Exemplar von Val Porina übereinstimmenden dermalen Schädeldaches und des Parasphenoides ist anzunehmen, dass der Schädel dieser Form zwischen *B. groenlandica* und dem Exemplar von Val Porina vermittelte, also niedriger war als der Schädel des Exemplars von Val Porina.

Tabelle 1

Messwerte am Schädel (in mm)

	grösste Länge	grösste Breite
Rechtes Autosphenoticum	17	11,7
Linkes Autosphenoticum	20	11,5
Sphenoid	31	11
Parasphenoid	120	70
Rechtes Praeoperculum	(110)	(25)
Linkes Praeoperculum	(100)	(25)
Rechtes Operculum	65	20
Suboperculum 1	60	11
Suboperculum 2, 3	?	6
Suboperculum 4	?	4
Rechtes Hyomandibulare	85	17
Ceratohyale?	70	12
Hypohyale?	21	6
Epibranchiale	(35)	6
Ceratobranchiale	75	4
Branchiostegalia	10	2
	20	4
Symplecticum	14	10
Suborbitale 1	34	5
Jugale	17	11

⁹⁾ W. GROSS unterscheidet zwischen primären und sekundären Osteonen. Ein Osteon ist ein ganz bestimmtes, gut definierbares System von konzentrischen, geschichteten Knochenlamellen, die einen Gefässkanal umgeben. Die primären Osteonen entwickeln sich an den Wänden der Gefässkanäle. Die sekundären Osteonen entstehen nach vorausgehender Resorption T. ØRVIG, 1967.

	grösste Länge	grösste Breite
Postrostrale	58	45
Rechtes Nasale	44	23
Linkes Nasale	44	23
Rechtes Frontale	71	31
Linkes Frontale	74	32
Rechtes Parietale	21	12
Linkes Parietale	22	12
Rechtes Supraorbito-dermosphenotico- intertemporale	36	16
Linkes Supraorbito-dermosphenotico- intertemporale	36	16
Rechtes Supratemporale	?	19
Linkes Supratemporale	53	20
Rechte Supraspiracularplatte	22	11
Linke Supraspiracularplatte	22	12
Rechtes Maxillare	170	60
Linkes Maxillare	?	60
Ectopterygoid	126	24
Rechtes Entopterygoid	72	11
Linkes Entopterygoid	68	12
Dermometapterygoid	73	21
Quadratum	29	18
Angulare	110	40
Dentalospleniale	(160)	(33)
Meckelscher Knorpel, Pars articularis	28	22

Tabelle 2

Messwerte an Zähnen (in mm)

Grösste Höhe (Basis-Spitze): h

Höhe der Durodentinkappe: s

Breite der Basis = maximale Breite: b

Die Messwerte von Zähnen am Ober- und Unterkiefer stammen nur von grossen Zähnen.

Maxillare (Oberkiefer)

rechtes			linkes		
h	s	b	h	s	b
4,5	3,5	2,5	8,8	3,8	6,5
5,0	3,0	3,5	6,7	3,1	4,5
7,2	5,2	4,2	7,2	3,9	5,3
4,0	3,0	3,5	5,4	3,3	3,5
6,2	4,4	3,2	4,5	2,5	3,3
6,0	4,0	2,2	4,8	3,0	2,7
2,2	2,0	2,5			

Unterkiefer

rechter			linker		
h	s	b	h	s	b
7,0	3,2	5,0	6,0	3,7	3,0
6,0	3,4	4,0	5,2	3,1	3,0
6,8	3,0	4,5	5,5	2,0	3,0
7,8	3,0	6,0	5,8	2,0	4,0
9,0	2,0	7,0	5,8	2,2	3,0
7,0	2,0	5,2	8,0	2,0	4,5
8,0	3,0	4,8	7,0	1,7	5,0
4,0	1,8	4,0	7,5	2,0	6,0
4,0	2,0	4,2	9,0	3,5	6,0
			9,0	2,7	5,0

	max. Höhe	max. Breite	Dicke
grosser Zahn	6,8	4,3	2,0
kleiner Zahn	3,8	1,7	1,15

II. Das postcraniale Skelett

1. Das Axialskelett (Fig. 43–46)

Das Axialskelett setzt sich aus Knochenelementen zusammen, die dorsal der Chorda liegen (Basidorsalia), und solchen, die ventral an sie anschliessen (Basiventralia). Am vorliegenden Exemplar sind sie zum grössten Teil in natürlicher Lage eingebettet und nur gelegentlich dorsal- oder ventralwärts verschoben.

a) Die Basidorsalia (bd, Fig. 43–46)

Die Basidorsalia bestehen aus einem plattigen, etwa vierseitigen bis dreieckförmigen Abschnitt, der sich mit der Chorda verbindet, und einem schmalen, langen, geraden oder gebogenen, spitz auslaufenden Teil. Der kurze, breite Abschnitt kann eine raue Oberfläche besitzen. Vielfach sind es feine Leisten und Rillen, die von der Stelle entspringen, wo der breite Teil in den schmalen übertritt. Sie verlaufen nicht immer regelmässig und sind nur an den vorderen Basidorsalia deutlich entwickelt. Der spitz auslaufende Fortsatz ist gegenüber dem flachen, basalen Teil etwas nach hinten abgeknickt. Der craniale Rand ist an der Stelle, wo der lange Fortsatz in den breiten, flachen Abschnitt übertritt, deutlich eingebuchtet. Hier befindet sich die Durchgangsstelle für die ventrale Wurzel des Spinalnervs. Die flachen, breiten Teile umschliessen den Neuralkanal.

Die ventralen, breiten Teile der Basidorsalia behalten ihre Dimensionen vom Schädelende bis zur Caudalflosse bei, während vorn die schmalen, spitzen Fortsätze kürzer sind. Gegen die Mitte verlängern sie sich allmählich, um dann ihre Länge beizubehalten.

Die genaue Zahl dieser Verknöcherungen kann ich nicht angeben, da sie im Bereich der Schwanzflosse von Schuppen überdeckt sind. Es sind total (rechte und linke Körperhälfte) wohl etwa 90–100, was 45–50 Metameren entspricht.

Die Fortsätze der rechten und linken Basidorsalia stehen nach E. NIELSEN (1949, pp. 261–262) mit ihren terminalen Abschnitten in Verbindung, was am vorliegenden Exemplar teilweise zu sehen ist.

b) Die Supraneuralia (sn, Fig. 43–46)

In der Fortsetzung des spitz auslaufenden Fortsatzes der Basidorsalia liegen als selbständige Skeletteile sehr schmale, lange, etwas gebogene Verknöcherungen, die Supraneuralia. Sie sind von der vordersten Region der Wirbelsäule bis an die Zone der Dorsalflosse entwickelt. Hier gehört zu jedem Basidorsale ein Supraneurale.

c) Die Basiventralia (bv, Fig. 43–46)

Die Basiventralia besitzen im cranialen Abschnitt des Axialskelettes einen unregelmässigen Umriss. Es sind plattige Elemente ohne Fortsatz. Allen diesen Ossifikationen ist eine raue Oberfläche gemeinsam. Vielfach sind es in der Längsrichtung durchziehende, feine Rillen mit öfters gewelltem Verlauf. Sie können entweder parallel zueinander angeordnet sein oder sternartig gegen die Peripherie ziehen.

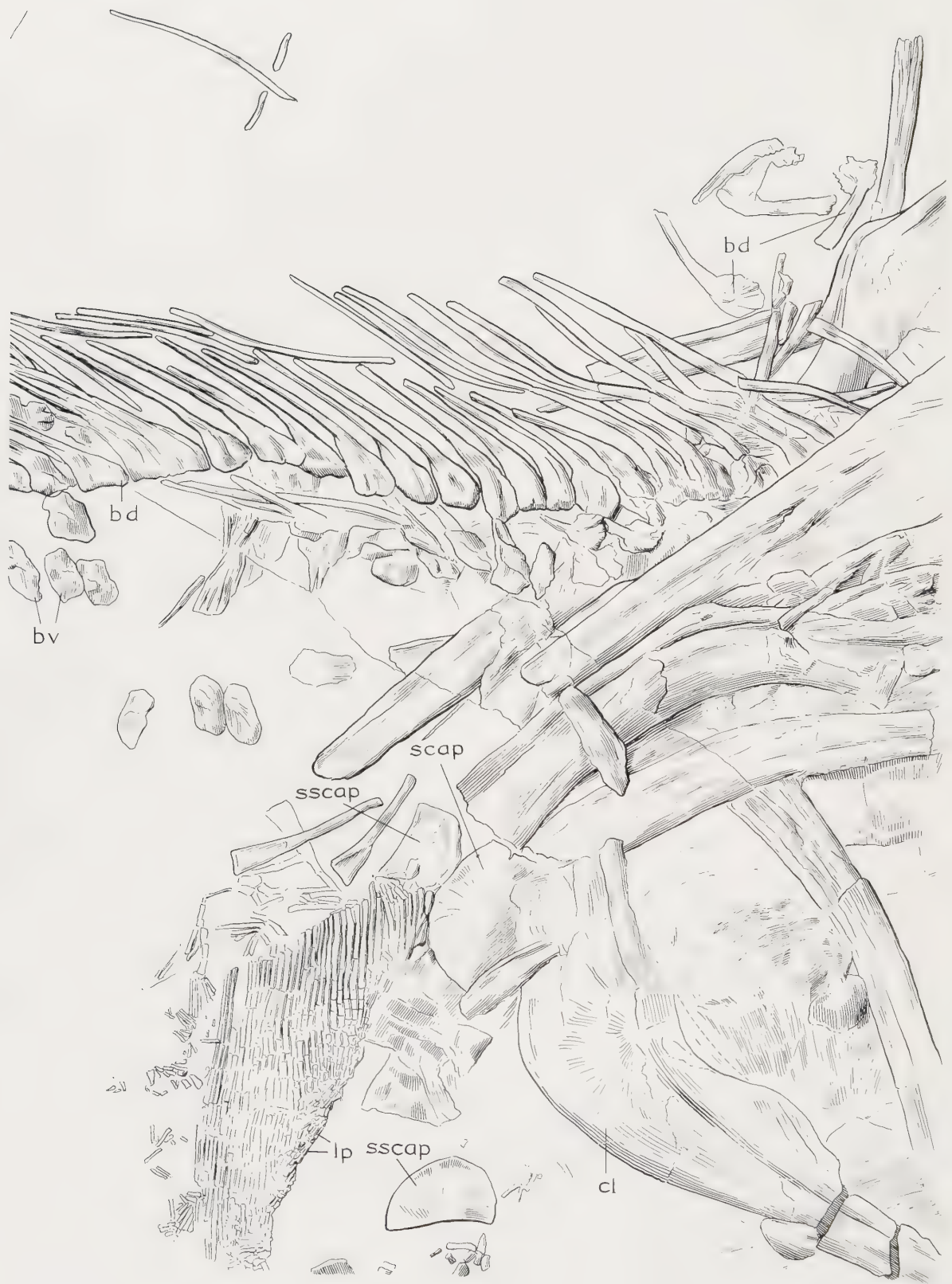


Fig. 43a

Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina). Axialskelett, vordere Region (vordere Partie). Nat. Gr. bd: Basidorsale, bv: Basiventrals, cl: Cleithrum, lp: Lepidotrichia, scap: Scapularplatte, sscap: Suprascapularplatte.



Fig. 666
Sketch of a landscape feature, possibly a hill or cloud, with a prominent vertical line running through the center.

Etwa im Bereich der Bauchflossen gehen sie allmählich in Elemente über, die in ihren Umrissen an die Basidorsalia erinnern. Vorerst sind es Dreiecke mit einem spitzen, schräg nach hinten unten gerichteten Ausläufer. Dieser wird bei den caudalwärts folgenden Basiventralia länger und liegt spiegelbildlich zu den spitzen Fortsätzen der Basidorsalia. Im Bereich der Bauchflossen noch kurz, wird der Fortsatz bei weiter hinten liegenden Elementen allmählich länger und erreicht in der Region der Analflosse ein Maximum, um gegen die Caudalflosse hin wieder etwas an Länge abzunehmen. Deshalb zeigen die hinteren Basiventralia etwa dieselben Umrissformen wie die Basidorsalia. Ihre Abknickung ist jedoch nicht so intensiv wie bei den dorsalen Elementen. Zudem ist der Übergang vom breiten, flachen in den spitz auslaufenden Teil fließender. Der breite, flache Teil ist etwas länger als bei den Basidorsalia.

Am Exemplar von Val Porina sind beidseitig 16–19 plattige Basiventralia ohne Fortsätze 27 Elementen vorge-lagert, die lange Fortsätze tragen.

Nach E. NIELSEN (1949, p. 263) sind von der Region des mittleren Abschnittes der Dorsalflosse an caudalwärts

die distalen Fortsätze der Basidorsalia und der Basiventralia beider Seiten miteinander verschmolzen. Damit gehört zu einer rechten und linken proximalen Platte nur ein distaler Fortsatz.

Die Basidorsalia und Basiventralia sind mit ihren Fort-sätzen um die Chorda herum angeordnet. Jeder ventralen Verknöcherung steht eine entsprechende dorsale gegenüber.

d) *Die ventralen arcualen Ossifikationen (va) und die Hypuralfortsätze (pr. hy, Fig. 45, 55–57)*

Die ventralen arcualen Ossifikationen der Caudal-region fallen durch ihre beträchtliche Breite und Dicke auf und sind gegen die Chorda kolbenförmig ausgedehnt; sie können auch etwas abgelenkt sein. In der ganzen caudalen Region sind sie unpaarig und schliessen sich als bedeutend kürzere Elemente an die wesentlich längeren und flacheren Basiventralia an. Im vorderen Bereich der Caudalflosse entwickeln sich die distalen Fortsätze dieser Elemente zu stark ausgebildeten Hypuralfortsätzen, deren Breite distalwärts zunimmt. Diese ventralen Arcualia mit ihren Hypu-

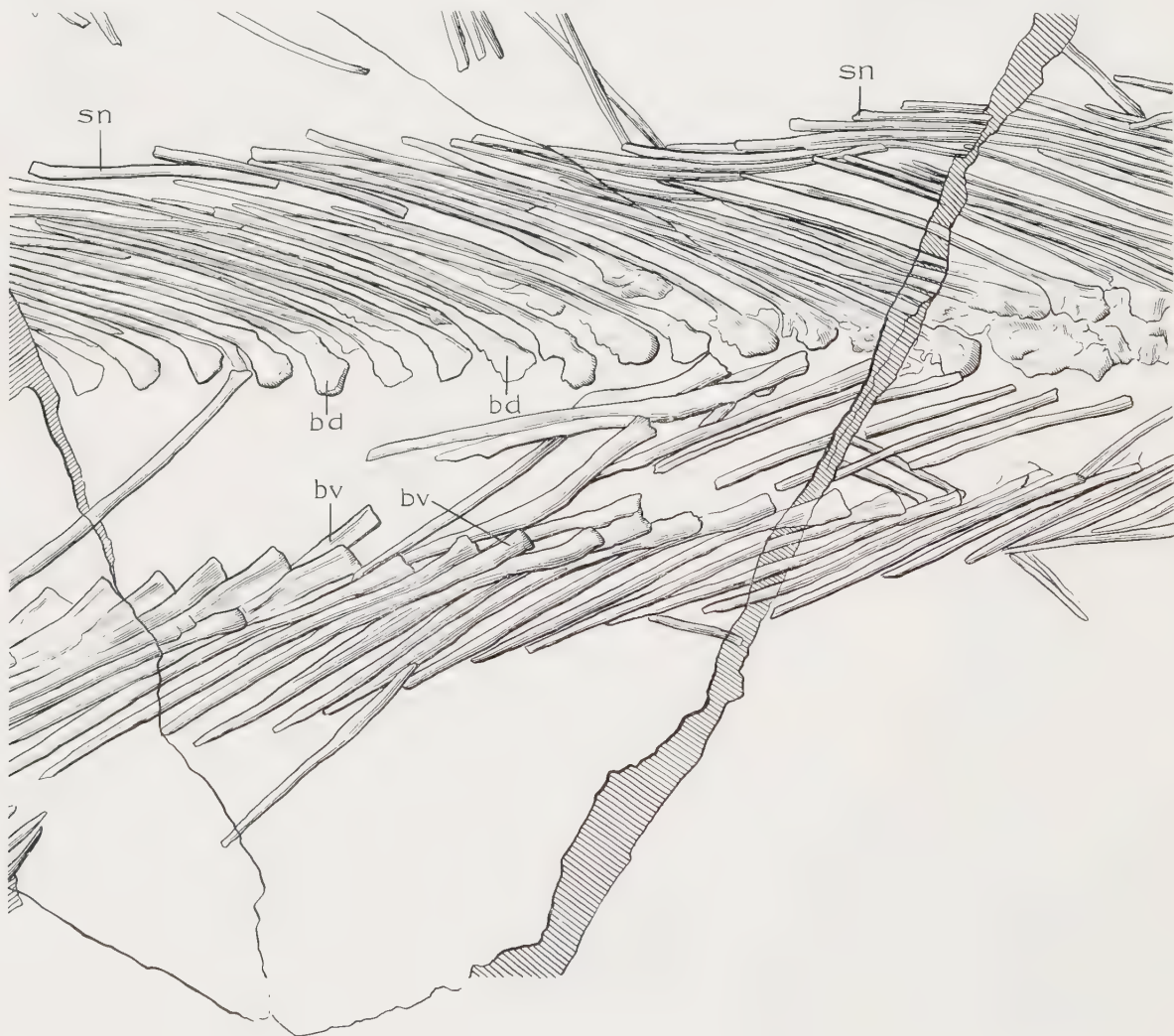


Fig. 44a

Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina). Axialskelett, mittlere Region (vordere Partie). Nat. Gr. bd: Basidorsale, bv: Basiventrals, sn: Supraneurals.

rallfortsätzen werden gegen das Schwanzende kürzer und schmaler. Am Exemplar von Val Porina überdecken Schuppenreihen die dorsalen Partien der ventralen arcualen Ossifikationen, weiter hinten die ganzen Knochen.

Diese ventralen Arcualia bilden nach E. NIELSEN (1949, pp. 262-263) eine Reihe, die im Bereich der Schwanzwurzel etwas umbiegt, um in den Dorsallappen der Caudalflosse einzutreten.

Diskussion und Vergleiche (Fig. 46)

Über die Bezeichnungen einzelner Bauelemente am Axialskelett von *Birgeria* und anderen Palaeonisciformes gehen die Meinungen der zuständigen Autoren auseinander. Nach E. STENSIÖ (1921, pp. 187-190) sind in jedem Wirbelsegment von *B. mougeoti* alle vier nach H. F. GADOW (1933) erforderlichen Elemente vertreten.

Die Basidorsalia zeigen gleiches Verhalten wie beim Exemplar von Val Porina und bei *B. groenlandica*. Zwischen den basalen Teilen dieser Elemente schalten sich bei *B. mougeoti* zusätzlich Interdorsalia ein, die mit ihrer Basis der Chorda aufliegen und die Umrisse von dreieckigen

Platten zeigen. Eine Kerbung am Vorderrand des Interdorsale dient als Durchtrittsstelle für die ventrale Wurzel des Spinalnerves (Fig. 46).

Gegenüber den Interdorsalia liegen bei *B. mougeoti* die Interventralia. Es sind mehr oder weniger rechteckige Platten, deren hinterer Rand auf halber Höhe etwas eingekerbt ist. Unterhalb des ventralen Randes dieser Elemente schalten sich die wie beim Exemplar von Val Porina entwickelten Basiventralia ein. Der dorsale Teil des Interventrale liegt der Chorda an, während der ventrale nicht mehr mit ihr in Verbindung steht. Lücken für die intersegmentalen Blutgefäße trennen die Interventralia. Nach E. STENSIÖ kann in jedem Segment das Interventrale auch den proximalen Abschnitt des Basiventrale enthalten. Das «Basiventrale» ist damit nur dem distalen Teil des sogenannten Basiventrale homolog und dem Haemalbogenfortsatz gleichzusetzen. Ob die Interventralia beider Körperseiten miteinander verschmolzen waren, kann nicht sicher belegt werden. Beide Hälften haben die Chorda halbkreisförmig umgeben, was als Beginn der Ausbildung eines Wirbelkörpers gedeutet werden kann.

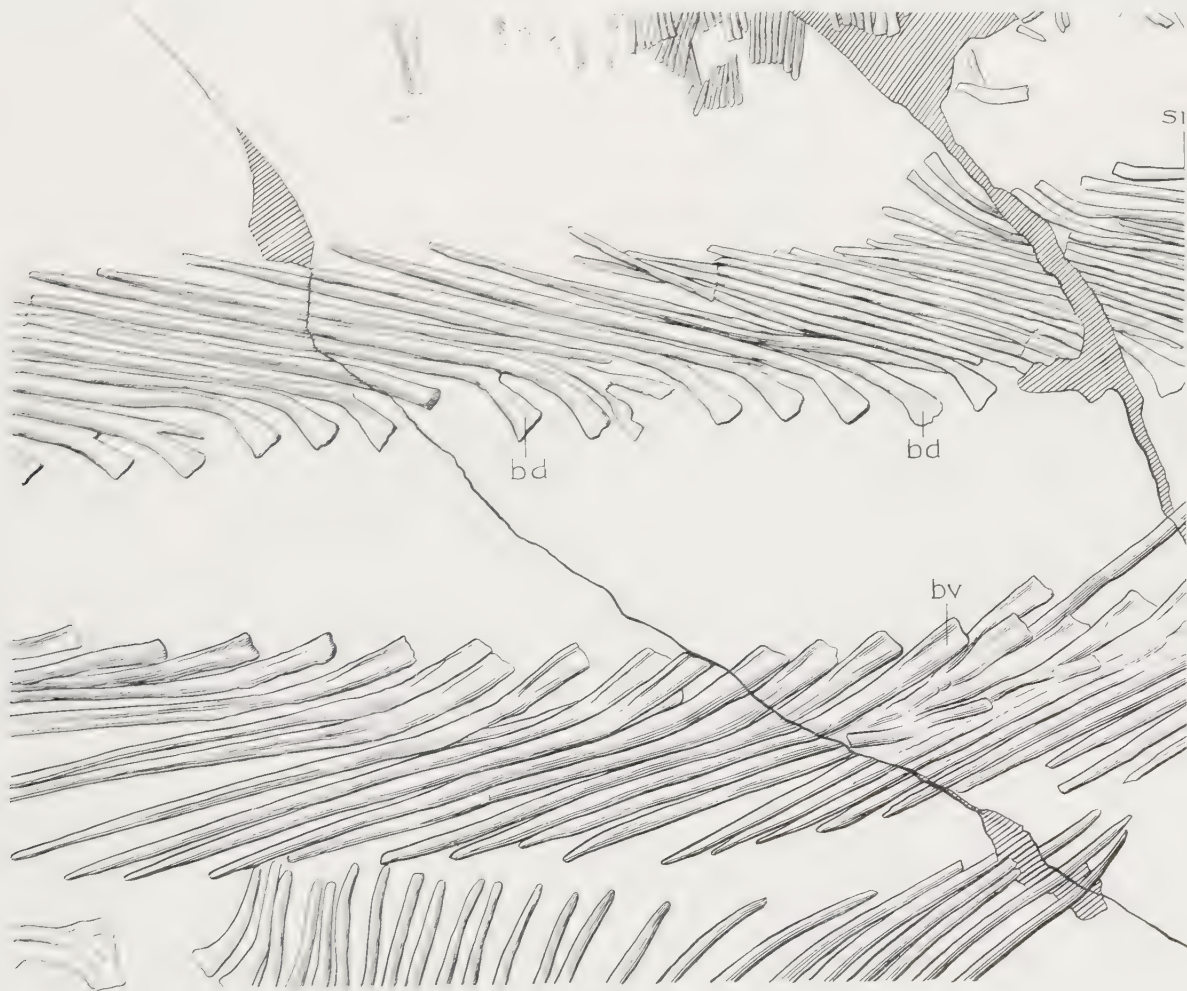


Fig. 44b

Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina). Axialskelett, mittlere Region (hintere Partie). Nat. Gr. bd: Basidorsale, bv: Basiventrale, sn: Supraneurale.

Lassen wir in der Zeichnung der Wirbelsäule von *B. mougeoti* Interdorsale und Interventrale weg, so ergeben sich annähernd die Verhältnisse von *B. groenlandica*, Exemplar von Val Porina und von *B. nielseni*. Falls die Ansicht GADOWS richtig ist, müssten hier Interventralia und Interdorsalia knorpelig entwickelt sein und wären deshalb nicht überliefert.

E. NIELSEN (1949, p. 265) deutet die dorsalen Elemente als Basidorsalia oder als Basidorsale und Interdorsale, die alternieren. Die ventralen axialen Verknöcherungen bei *B. groenlandica* können mit zwei solchen von *B. mougeoti* verglichen werden. Der breite, proximale Abschnitt entspricht dem Interventrale (+ Basiventrale) von E. STENSIÖ und der distale Teil dem Haemalbogenfortsatz.

J. P. LEHMAN (1952, pp. 110, 112, Fig. 73) fasst die dorsalen Arcualia bei *B. nielseni* als Verschmelzungen von Interdorsale und Basidorsale auf, während er die ventralen Verknöcherungen des Achsenskelettes als Interventralia deutet.

Im grossen und ganzen stimmt die Anordnung und Form der einzelnen Knochen des Axialskelettes von *Birgeria* mit den Verhältnissen bei Palaeonisciden gut überein, ist doch die persistierende Chorda ein zentrales Merkmal ursprünglicher Actinopterygier. *Pteronisculus* (E. NIELSEN, 1942, p. 217, Fig. 50) besitzt breitere und massivere

Bogenelemente als *Birgeria*. In den vorderen Partien sind Basiventrale und Interventrale zu einem einheitlichen Block verschmolzen. Als Besonderheit treten im Bereich der Analflosse neben den Basiventralia selbständige Interventralia auf. Ein ähnliches Verhalten konnte J. P. LEHMAN (1952, pp. 89–90, Fig. 60) bei *Boreosomus* feststellen. Hier fasst J. P. LEHMAN die dorsalen Arcualia als Basidorsale + Interdorsale auf, die zu einem einheitlichen Element verschmolzen sind. Die ventralen Arcualia sind nach ihm ein Verschmelzungsprodukt von Basi- und Interventrale. Ein Foramen in der Mitte der ventralen Arcualia dient dem Durchgang der intersegmentalen Blutgefässe.

Im Verhältnis zu ihrer geringen Höhe sehr breit sind die Arcualia bei *Cheirolepis* (J. P. LEHMAN, 1947, pp. 32–33, Fig. 21, 22). Die basalen Teile der dorsalen Elemente sind von gleicher Breite wie die ventralen.

Die Wirbelsäule von *Saurichthys* (E. STENSIÖ, 1925, pp. 117–120) enthält wesentlich grössere Verknöcherungen als das Axialskelett der Palaeonisciden. Die plattigen Knochenabschnitte der dorsalen und ventralen Arcualia greifen weit gegen die Chorda vor und umgeben sie fast vollständig. Zu jedem breiten ventralen Knochenelement gehören zwei dorsale Verknöcherungen (ein Basidorsale und ein Interdorsale), die beide gleich gestaltet sind. Sie tragen für die Gelenkung Prae- und Postzygapophysen. Das

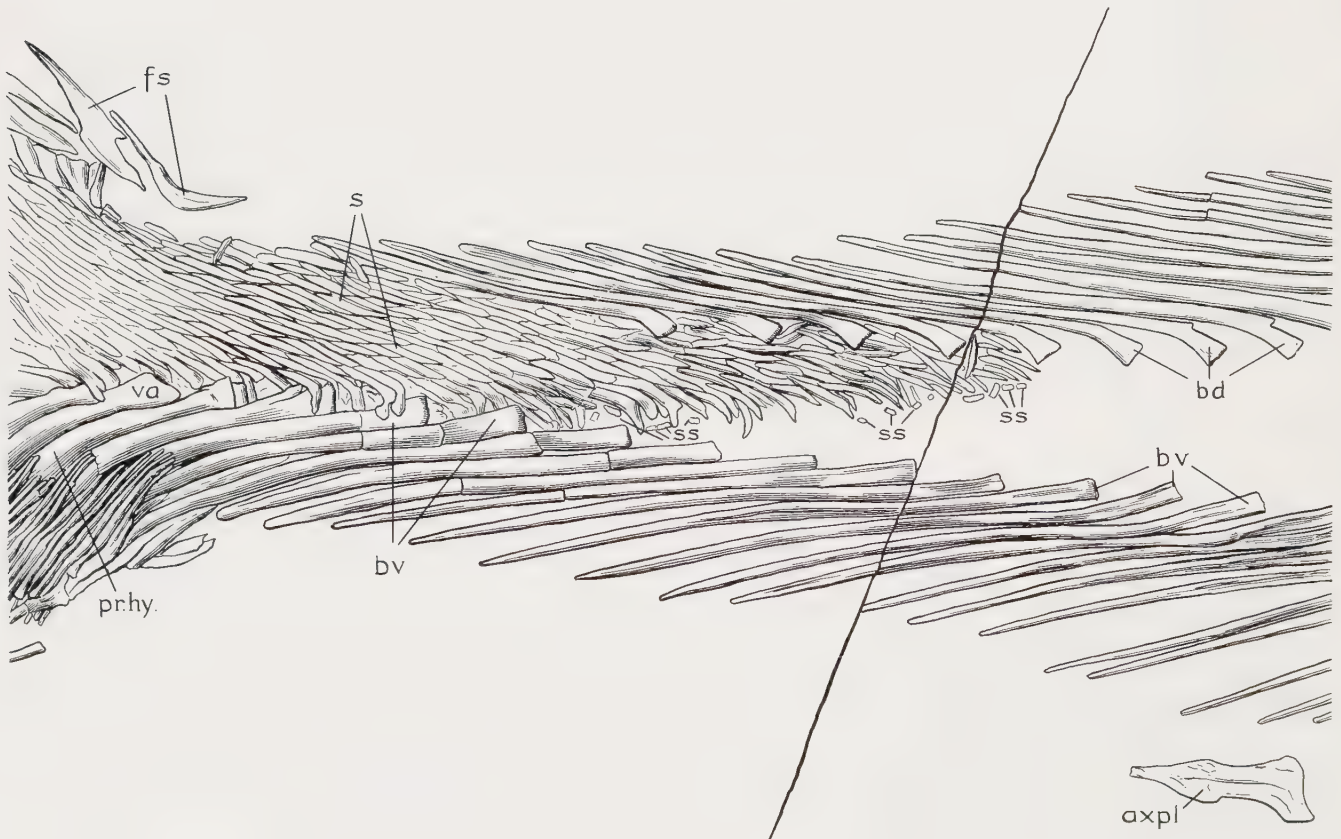


Fig. 45

Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina). Axialskelett, hintere Region. Zirka nat. Gr. (axpl: Axonostplatte). bd: Basidorsale, bv: Basiventrale, fs: Fulcralschuppen, pr.hy: Hypuralfortsätze, s: Schuppen, ss: Schuppen des Seitenliniensystems, va: ventrale arcuale Ossifikationen.

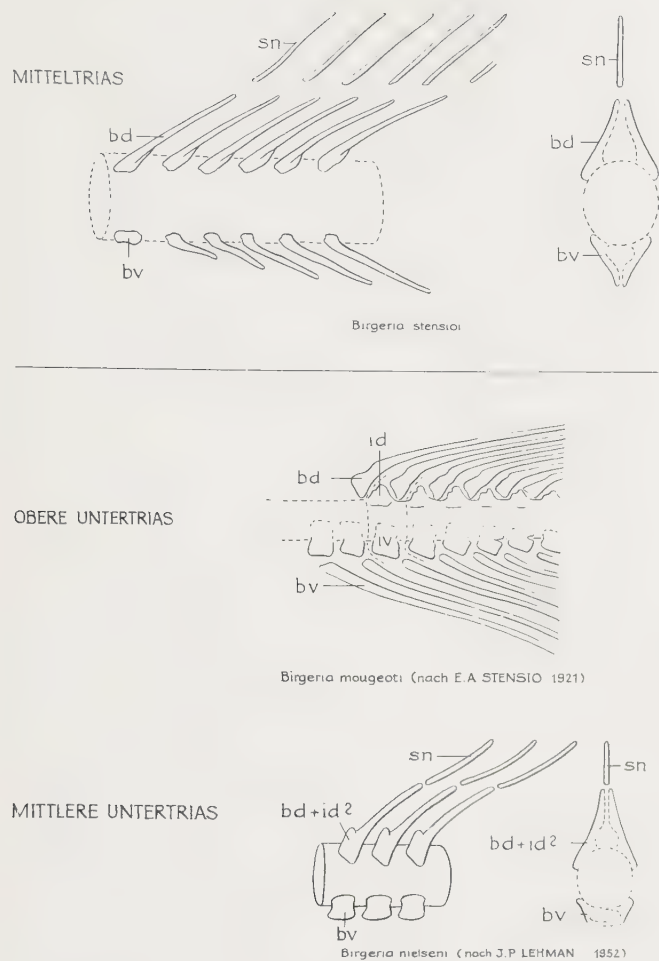


Fig. 46

Das Axialskelett verschiedener *Birgeria*-Arten.

bd: Basidorsale, bv: Basiventrals, id: Interdorsale, iv: Interventrals, sn: Supraneurale.

ventrale Bogenelement muss deshalb eine Verschmelzung von Basiventrals und Interventrals sein, was auch ein Foramen für das intersegmentale Blutgefäß beweist.

Ähnliche Verhältnisse zeigt *Acipenser* (E. S. GOODRICH, 1930, p. 32, Fig. 34; p. 118, Fig. 132a). Die breiten Basidorsalia verdrängen die Interdorsalia, die nur noch als kleine Blöcke im dorsalen Bereich zwischen den Basidorsalia eingebaut. Die Basiventrals nehmen ebenfalls einen bedeutend grösseren Platz ein als die Interventrals.

Vergleichen wir nach E. STENSJÖ (1921, p. 190) die Wirbelsäule von *Birgeria* mit der eines Störs (*Acipenser*), so zeigen sich beim letzteren folgende progressive Merkmale:

1. Stärkerer Grad der Verknöcherung.
2. Andeutung eines Wirbelkörpers.
3. Beginn der Reduktion der Chorda.
4. Verschmelzung des Interventrals mit dem proximalen Teil des Basiventrals in jedem Segment.

Die Wirbelsäule des Störs hat ihre ursprüngliche Segmentierung beibehalten. Das ursprüngliche Modell eines aus vier Teilen bestehenden Fischwirbels ist nur in wenigen

Fällen (*B. mougeoti*, *Acipenser*) eindeutig verwirklicht. Es stellt sich dabei die Frage, ob unbedingt vier Elemente notwendig sind, um einen Wirbel aufzubauen, oder ob es, wie bei ursprünglichen Crossopterygiern und Tetrapoden, deren drei sind, die zusätzlich noch Reduktionen erfahren können.

Wie bei *Saurichthys* bilden bei *Acipenser* und *Chondrosteus* die ventralen Elemente des Axialskelettes etwas vor der Caudalflosse (ab Schwanzwurzel) spitze, ventrale Fortsätze aus. Bei *Birgeria* und den Palaeonisciformes beginnen die Arcualia mit ihren Fortsätzen schon kurz vor der Körpermitte.

2. Der Schultergürtel und die Brustflossen (Tafel 1, 2)

Dermalknochen des Schultergürtels

a) Die Posttemporalia (ptt, Fig. 47)

Das rechte Posttemporale liegt mit seinem hinteren Abschnitt der rechten Flanke des dermalen Schädeldaches an, während sich das linke Posttemporale isoliert neben dem Ventralrand des Ectopterygoides befindet. Am rechten Posttemporale ist am spitzeren Ende ein Stück abgebrochen; sein anderes Ende wird von einem Knochen überdeckt.

Das Posttemporale hat ungefähr die Form eines ungleichseitigen, extrem stumpfwinkligen Dreiecks. Die lange, dem stumpfen Winkel gegenüberliegende Begrenzung ist an beiden Enden leicht gebogen. Die beiden, den stumpfen Winkel einschliessenden Ränder sind verschieden lang. Der längere Rand zeigt in der Mitte seiner Längserstreckung eine leichte Ausbuchtung.

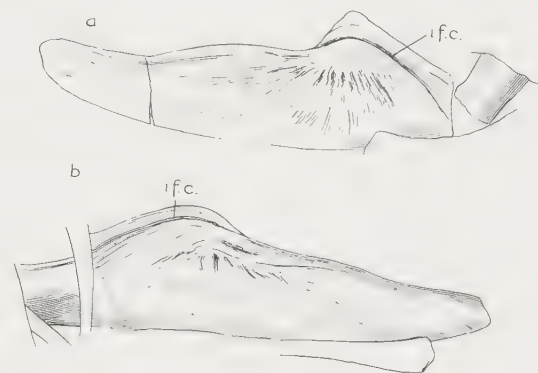


Fig. 47

Birgeria stensioi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).

a: rechtes, b: linkes Posttemporale (ptt), if.c.: infraorbitaler Sinneskanal. Nat. Gr.

Im Bereich des stumpfen Winkels verläuft eine Furche für den infraorbitalen Sinneskanal parallel dem Rand. Da bei beiden Posttemporalia die Sinneskanäle sichtbar sind, wenden sie dem Betrachter die Oberseite zu. In Randnähe des stumpfen Winkels, wo der Sinneskanal umbiegt, liegt das Ausstrahlungszentrum des Knochens. Hier ist das Posttemporale aufgewölbt. Diese Wölbung läuft der ersten Einbuchtung des gewellten Vorderrandes parallel, legt sich

diesem an und zieht zum seitlichen Rand, um dort schnell zu verflachen. Unterhalb der Wölbung kerben Rillen den Knochen ein, die gegen die Peripherie divergieren. Diese Rillen lösen sich in ein feinadriges Leistensystem auf, das sich bis an den Knochenrand verfolgen lässt. Die äussersten Enden der Leisten biegen etwas ab. Am ganzen Knochen lassen sich keine weiteren Oberflächenstrukturen beobachten, wie sie sonst an den Dermalknochen vorkommen. Wahrscheinlich fehlt hier die oberste Knochenschicht.

b) *Die Supracleithra* (scl, Fig. 48)

Das rechte Supracleithrum schliesst an das caudale Ende des rechten Unterkiefers an, während das linke Supracleithrum neben den Lepidotrichia der linken Brustflosse liegt. Am rechten Exemplar sieht man im mittleren Bereich des Knochens und an seinem dorsalen Ende je eine quere Fraktur. An der letzteren ist das Knochenende etwas versetzt.

Das Supracleithrum ist ein langer, schmaler Knochen mit einer leichten S-Krümmung. Parallel zur Längserstreckung ragt eine deutlich abgesetzte Kante hervor. Sie zieht vom dorsalen zum ventralen Knochenende und liegt dem hinteren Seitenrand etwas näher. Sie teilt den Knochen in einen breiteren dickeren und einen schmäleren dünneren Abschnitt auf. Die Knochendicke ändert sich sprunghaft. An seinen Enden ist das Supracleithrum am breitesten. Von diesen Enden ziehen die gegen das Innere etwas konvergierenden Ausstrahlungslinien. Das Ossifikationszentrum sowie die Grube für den Sinneskanal sind nicht zu sehen; der Knochen zeigt dem Betrachter seine Unterseite. Die oben beschriebenen Strukturen sind am rechten Supracleithrum stärker entwickelt als am linken.

c) *Die Cleithra* (cl, Fig. 48)

Beide Cleithra sind spiegelbildlich zueinander angeordnet und schliessen an das caudale Ende des rechten bzw. linken Unterkiefers an. Das Cleithrum hat etwa die Form eines rechtwinkligen Dreiecks mit Katheten von verschiedener Länge, wobei die längere ausgebuchtet ist. Die anderen Ränder sind leicht gewellt. Im Knochen zieht ein Kamm nahe dem längsten Rande parallel vom dorsalen zum ventro-cranialen Knochenende. Er erreicht an der Umbiegungsstelle im dorsalen Abschnitt des hinteren Bereichs seine maximale Dicke. Hier befindet sich, auf eine kleine schmale, gebogene Fläche begrenzt, das Ausstrahlungszentrum. Von hier aus streben die Ausstrahlungslinien im dorsalen Abschnitt des Cleithrums geradlinig zu den Rändern, während sie im ventralen Teil, kurz bevor sie die Knochenperipherie erreichen, leicht ventralwärts abbiegen. Von den beiden kürzeren Rändern nimmt die Knochendicke zuerst rasch zu, bleibt dann einigermaßen gleich, um gegen den Kamm nochmals anzusteigen.

Die Oberfläche beider Cleithra zeigt im ventralen Bereich eine Bedeckung mit warzenartigen Strukturen. Im dorsalen Bereich, wo die Ausstrahlungen besser zu sehen sind, ist die oberste Schicht abgetragen.

Am linken Cleithrum befindet sich im ventralen Teil vorn eine Querfraktur; am rechten befinden sich an derselben Stelle deren zwei. Dadurch ist ein terminales Fragment abgebrochen worden und liegt etwas auf der Seite.

Nach E. NIELSEN (1949, p. 268–269) überdeckt das Extrascapulare das Posttemporale in der vorderen, seitlichen Randzone. Seitlich zu dieser überdeckten Zone grenzt das Posttemporale gegen hinten an das caudale Ende des Supratemporale. Hinten verbindet sich der Knochen seitlich mit dem Supracleithrum, ohne dieses zu überdecken.

Operculum und Suboperculum überdecken einen beträchtlichen Teil des vorderen Ventralrandes des Supracleithrums. Sein linker Ventralrand überdeckt das dorsale Ende des Cleithrums. Der vordere Teil des Cleithrums bildet den hinteren Abschluss des Kiemenraumes. Ventral stossen die beiden Cleithra nicht zusammen. Sie sind durch einen grösseren Zwischenraum getrennt.

Diskussion und Vergleiche

Das Posttemporale des Exemplars von Val Porina weicht, was seine Form anbelangt, vom Verhalten anderer *Birgeria*-Arten deutlich ab. So ist bei *B. groenlandica* (E. NIELSEN, 1949, p. 214) der craniale Abschnitt mit dem Sinneskanal und dem Ausstrahlungszentrum etwa gleich lang wie der caudale Teil, und die Ausbuchtung in der Zone des Ausstrahlungszentrums ist von geringerem Ausmass. Im Gegensatz dazu ist das Posttemporale des Exemplars von Val Porina durch eine deutliche Ausbuchtung im Bereiche des Wachstumszentrums gekennzeichnet. Zudem besitzt es ein längeres craniales und ein kürzeres caudales Ende. Lage des Ausstrahlungszentrums sowie Verlauf des Sinneskanals stimmen bei beiden Arten überein. In Form und Ausbildung des Supracleithrums und des Cleithrums verhalten sich beide Arten im grossen und ganzen etwa gleich. Auffällig am Exemplar von Val Porina ist das lange, schmale, S-förmig gebogene Supracleithrum, das bei *B. groenlandica* wesentlich kürzer ist. Ein Vergleich mit dem von E. STENSIÖ untersuchten Material (1932, p. 107) ist hier nicht möglich, da diese Knochen schlecht und nur teilweise erhalten sind.

Das Supracleithrum von *B. nielseni* (J. P. LEHMAN, 1952, pp. 106–107) ist im Gegensatz zu den oben beschriebenen Arten gerade gestreckt. Eine dorsale Einschnürung bedingt ein kolbenförmiges Ende. Das Cleithrum verhält sich wie bei den anderen Arten. Stellen wir die verschiedenen Formen der Supracleithra der Palaeonisciformes einander gegenüber, so zeigt sich, dass die Breite dieses Knochens im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung abnimmt. So besitzt *Cheirolepis* (J. P. LEHMAN, 1947, pp. 17, 20–21) ein Supracleithrum von beträchtlicher Breite, dessen Sinneskanal mehr als die Hälfte des Knochens durchmisst. Ebenfalls breit ist das Supracleithrum von *Pteronisculus* (J. P. LEHMAN, 1952, p. 49). Hier ist der Sinneskanal nur noch im cranialen Abschnitt festzustellen. Bei *Palaeoniscus* (H. ALDINGER, 1937, p. 105, Fig. 4) ist dieser Knochen bedeutend schmaler, und der Sinneskanal verhält sich wie bei *Pteronisculus*. Länger und zudem schmaler ist das Supracleithrum von *Birgeria*. Der Sinneskanal verläuft wie bei *Palaeoniscus*. Das Supracleithrum der ursprünglichsten Art *B. nielseni* ist am breitesten; bei stratigraphisch jüngeren, höher entwickelten Formen ist



Fig. 48
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina). Schultergürtel und Brustflossen. Nat. Gr. cl: Cleithrum, cor: Coracoidplatte, hhy: Hypohyale, lp: Lepidotrichia, mes cor: Mesocoracoid, mept: Mesopterygium, mtpt: Metapterygium, r.o.: radiale Ossifikationen, scap: Scapularplatte, scl: Supracleithrum, sscap: Suprascapularplatte.

es bedeutend schmaler. Im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung nimmt die Länge des ventralen Abschnittes des Supracleithrums zu. Dass die Zunahme nicht in beiden Richtungen erfolgt, beweist der Sinneskanal. Im mittleren Bereich wird es schmaler.

Das Posttemporale ist bei allen Palaeonisciden dreieckförmig. Bei *Coccocephalus* (D. M. S. WATSON, 1925, p. 827) besitzt es ein verlängertes hinteres Ende und leitet damit zum Verhalten von *Birgeria* über. Auch *Errollichthys* (J. P. LEHMAN, 1952, p. 127) und *Chondrosteus* (E. HENNIG, 1925, Taf. IX) besitzen ein verhältnismässig langes und schmales Posttemporale. Bei *Polyodon* erreicht es ein Extrem (T. W. BRIDGE, 1878, Taf. 55, 1).

Das Supracleithrum verhält sich in der *Chondrosteus-Acipenser-Polyodon*-Gruppe sehr unterschiedlich. Bei *Errollichthys* (J. P. LEHMAN, 1952, p. 129) ist es, wie bei *Polyodon*, eine schmale Spange (E. S. GOODRICH, 1930, p. 404). *Chondrosteus* fällt mit seinem breiten, spindelförmigen Supracleithrum etwas aus dem Rahmen.

Am geringsten sind die Unterschiede des Cleithrums. Bei allen Fischen, die hier verglichen werden, zeigt es die Form eines rechtwinkligen Dreiecks oder einer Sichel. Bei Palaeonisciden wie *Birgeria* ist der ventrale Abschnitt gegenüber dem dorsalen grösser. Umgekehrt verhalten sich *Cheirolepis* und andere Palaeonisciden. Bei *Chondrosteus* und *Acipenser* ist das Cleithrum massiv entwickelt. Durch die extreme Verlängerung des Schädels bei *Polyodon* besitzt das Cleithrum die Form einer schmalen Sichel (E. S. GOODRICH, 1930, p. 404; T. W. BRIDGE, 1878, Taf. 55, 1).

Von den typischen Palaeonisciden unterscheidet sich *Birgeria* nach E. NIELSEN (1949) durch die relativ grosse Länge des Posttemporale und des Supracleithrums sowie das Fehlen eines Anocleithrums.

Das Endoskelett des Schultergürtels und die Brustflossen (Fig. 48)

Das Endoskelett des Schultergürtels und die Brustflossen liegen, aus dem natürlichen Verband herausgelöst, zwischen Cleithra und Supracleithra unregelmässig zerstreut.

a) Die Scapularplatten (scap)

Die ziemlich breiten, hohen Scapularplatten beider Gürtel sind recht gut überliefert. Es sind etwa halbkreisförmige Scheiben, die von einem gebogenen und einem fast geraden Rand begrenzt werden. Von der Peripherie des Knochens ziehen Rinnen geradlinig zur Knochenmitte.

b) Die Suprascapularia (sscap)

Es sind beide Suprascapularia erhalten. Sie werden ebenfalls von einem gebogenen und einem geraden Rand begrenzt und zeigen die Form eines Halbmondes. Ein System von feinen Ausstrahlungslinien läuft auf die Mitte des geraden Randes zu.

c) Die Mesocoracoide (mes cor)

Beide Mesocoracoide sind überliefert und in ihren Umrissen gleich gestaltet wie die Suprascapularia, jedoch wesentlich kleiner. Im Gegensatz zum Suprascapulare, das dorsal vom Scapulare liegt, befindet sich das Mesocoracoid im cranialen Abschnitt ventral der Scapularplatte.

d) Die Coracoidplatten (cor.)

Von den Coracoidplatten sieht man nur Fragmente in Form von gleichseitigen Dreiecken. Sie schliessen caudalwärts an das Mesocoracoid an.

Alle diese sehr dünnen, flachen Knochen sind durch ihre schwachen Oberflächenstrukturen, ihren Glanz und ihre schwarzbraune Farbe gekennzeichnet. Ihre Randpartien waren knorpelig entwickelt.

e) Die radialen Ossifikationen (r.o., Fig. 48)

An den oben beschriebenen Knochenkomplex schliessen sich distal die radialen Ossifikationen an. Es sind dies sanduhrförmig eingeschnürte Knochen von verschiedener Länge, je nach ihrer Lage im Verband. Die vorderen und hinteren Enden sind gerade oder abgerundet. Die längsten Knochen, die in der Mitte des ganzen Knochenkranzes auf halber Höhe liegen, sind an ihren distalen Enden etwas ventral abgebogen, was auch für die kleineren ventral anschliessenden Elemente gilt. Die dorsal folgenden kleineren radialen Ossifikationen biegen etwas nach dorsal ab, so dass alle Knochenelemente distalwärts divergieren. Die Breite der meisten radialen Knochenelemente nimmt distalwärts etwas zu. Am ventralen und dorsalen Ende des Knochenkranzes sind sie gerade gestreckt. Das die radialen Ossifikationen dorsal begrenzende Mesopterygium (mept) schliesst mit der kürzeren Begrenzung proximal an das Scapulare an. Ventral schliesst das Metapterygium (mtpt) den Knochenkranz ab. Es besitzt einen sanduhrförmigen Umriss und ist wesentlich breiter als alle anderen Ossifikationen.

f) Die Lepidotrichia (lp, Fig. 48)

Die Lepidotrichia beider Flossen liegen hinter dem rechten und dem linken Cleithrum und sind nur fragmentarisch erhalten. Sie sind an der rechten Flosse besser überliefert als an der linken. Es sind schmale, dünne Elemente, die durch quer verlaufende Einschnitte in längere und kürzere Segmente aufgegliedert werden. Diese Segmente sind in den meisten Fällen länger als breit und leicht eingeschnürt. Die Flossenstrahlen sind parallel zueinander angeordnet und schliessen dicht aneinander an, ohne Zwischenräume freizulassen. Distalwärts gegen die Mitte nehmen die Lepidotrichia allmählich an Breite zu.

Die Länge der kürzesten erhaltenen Flossenstrahlen beträgt 11 mm, die der längsten 50 mm. (Diese Zahlen geben keine Grenzwerte an, denn die Flossen sind nicht vollständig überliefert.) Die Länge einzelner Segmente beträgt 2–4 mm, ihre Breite schwankt zwischen 0,8 und 1,0 mm.

Die ganze Flosse ist lang und zugleich schmal. Von der rechten Flosse sind 31 Flossenstrahlen erhalten.

3. Der Beckengürtel und die Bauchflossen (Fig. 49–50, Taf. 1)

Beide Bauchflossen sind vollständig erhalten. Die rechte Flosse steht mit dem Axialskelett in natürlichem Verband, während die linke Flosse von der rechten überdeckt und zudem etwas abgedreht ist. Die radialen Ossifikationen der linken Flosse wurden verlagert und liegen unregelmässig verstreut unterhalb der Flossenstrahlen.

a) *Die Pelvisplatten* (pv)

Durch ihre beträchtliche Grösse fallen als proximale Ossifikationen die rechte und die linke Pelvisplatte auf. Die rechte Platte wendet ihre Wölbung dem Gestein zu, während die linke die Wölbung dem Betrachter zukehrt. Die Pelvisplatten bestehen aus einem stark gewölbten, schmäleren, langen und einem breiten, flachen Abschnitt. An ihrem Übergang zeigt der Knochen die geringste Breite und verbreitert sich gegen das gerundete, proximale Ende. Der distale, flache Teil zeigt einen eiförmigen Umriss. Dieser breite distale Abschnitt wird vom proximalen, schmalen Teil durch eine gebogene Leiste getrennt, die marginal zum Vorder- und Hinterende der distalen Partie zieht. Innerhalb dieser Leiste ist eine grössere Fläche vertieft. Ihr Umriss besitzt die Form eines unregelmässigen stumpfwinkligen Dreiecks mit abgerundeten Ecken. An der schmalsten Stelle der Pelvisplatte liegt das Ausstrahlungszentrum. Von dort aus divergieren Rillen gegen das dorsale und das ventrale Ende.

b) *Die radialen Ossifikationen* (r.o.)

Die Zahl der radialen Ossifikationen beträgt 13. Ihr Umriss ist sehr variabel, so dass kein Element mit dem anderen zur Deckung gebracht werden kann. Neben länglichen Rechtecken finden sich Elemente mit kürzerer proximaler und längerer distaler Begrenzung. Bezüglich ihres Umrisses sei auf Fig. 50, 51 verwiesen. Bei einzelnen Knochenelementen ist die innere Fläche etwas vertieft, auch ist sie von einer marginal zum Aussenrand verlaufenden Begrenzung eingefasst. Die Länge dieser Elemente nimmt von cranial gegen caudal etwas zu.

c) *Die Lepidotrichia* (lp)

Im grossen und ganzen sind die Lepidotrichia der Bauchflossen wie bei den Brustflossen entwickelt. Am Vorder- und am Hinterrand der Flosse liegen die kürzesten Strahlen mit geringster Breite. Gegen das Flosseninnere nehmen sie an Länge und Breite zu. Die proximalen Segmente der Strahlen sind länger und schmaler als die distalen. Von insgesamt 66 Flossenstrahlen ist der 26. Strahl der längste.

Die Bauchflosse ist im Vergleich zur Brustflosse breiter. Ihr Vorderrand biegt gegen hinten um. Der Hinterrand erscheint S-förmig geschwungen und bildet mit dem Vorderrand ein caudal gerichtetes, spitzes Ende. Nach E. NIELSEN (1949) verzweigen sich die Lepidotrichia distal und werden schmaler, was ich am Exemplar von Val Porina nicht feststellen konnte.

Die gut erhaltene rechte Flosse ist mit einer Querfraktur und einem längsverlaufenden Bruch versehen, wo auf einem breiten Streifen Lepidotrichia herausgefallen sind.

4. Die Analflosse (Fig. 51–52, Taf. 1)

Die Analflosse steht mit dem Axialskelett noch im natürlichen Verband. Ihre Bestandteile sind teilweise überhaupt nicht, teilweise nur leicht aus ihrer ursprünglichen Lage verschoben.

a) *Die Axonoste* (ax)

Das Endoskelett der Anals enthält 24 schmale, dünne, mehr oder weniger abgeogene Teile, die Axonoste. Fast auf der ganzen Länge ist ihre Breite gleich, nur am distalen Ende sind sie kolbenartig erweitert, während sie am proximalen Ende spitz auslaufen. Die längsten Elemente befinden sich an den vorderen Partien der Flosse, während die kürzeren ganz hinten liegen. Ihre Länge nimmt vom 1. bis zum 17. Strahl allmählich etwas ab. Am 18. Strahl verändert sich die Länge sprunghaft. Dort erreicht sie nur noch zwei Drittel der Länge des 17. Strahles. Vom 18. bis 24. Strahl nimmt die Länge wieder allmählich ab. Bis zum 17. Strahl sind alle Strahlen nach hinten abgeogen, worauf ihre Richtung wechselt. Die vordersten und hintersten Strahlen sind stark abgeogen, während die mittleren Strahlen dieses Verhalten nur schwach oder gar nicht zeigen. So lassen sich 17 grosse vordere und 7 kleine hintere Axonoste unterscheiden. Die sonst wie die grossen entwickelten kleinen Strahlen sind kürzer und breiter. Die Reihe der Axonoste schliesst ein bedeutend breiterer Strahl mit sanduhrförmigem Umriss ab. Vom 17. bis 24. Strahl nimmt die Breite zu.

b) *Die Axonost-Platte* (axpl)

An den letzten Axonost schliesst sich die Axonost-Platte an. Sie ist keilförmig, besitzt ein eingebuchtetes stumpfes sowie ein stark zugespitztes Ende und ist lang und schmal. Ihre Längsränder konvergieren gegen die Mitte. Von der Einbuchtung am Vorderrand entspringt eine Rinne und durchzieht den Knochen geradlinig in der Mitte.

Die Axonost-Elemente entspringen mit ihren spitz ausgezogenen Dorsalenden in der Nähe der Enden der Fortsätze der Basiventralia.

c) *Die Baseoste* (bo)

Den hinteren, kleinen Axonosten sind noch kleine sogenannte Baseost-Elemente vorgelagert. Die zum Teil sanduhrartig eingeschnürten Knochen weisen ein verbreitertes Ventralende auf. Die sehr kleinen Baseoste sind dagegen von rechteckigem Umriss. Auf die vordersten drei kleinen Baseoste folgen vier grössere mit caudalwärts abnehmender Länge und Breite. Sie werden von fünf sehr kleinen Baseosten gefolgt. Die Anzahl der Baseoste beträgt zwölf.



Fig. 49
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina). Rechte und linke Bauchflosse. Zirka $1\frac{1}{2} \times$ nat. Gr.



Fig. 50

Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina). Rechte und linke Bauchflosse. Nat. Gr. lp: Lepidotrichia, pv: Pelvisplatte, ro: radiale Ossifikationen.

Während die Axonoste miteinander und mit dem Axialskelett im natürlichen Verband stehen, sind die Baseoste leicht verschoben.

d) Die Lepidotrichia (lp)

Die Lepidotrichia sind am vorderen und am hinteren Flossenende an der Flossenbasis dünn und schmal. Gegen die Mitte und distalwärts nimmt die Breite etwas zu. In den vorderen und mittleren Partien der Flossenbasis sind die Lepidotrichia S-förmig gekrümmt. Die obere Krümmung ist klein, während die untere ein beträchtliches Ausmass

erreicht und sich bis gegen das Flossenende verfolgen lässt. Wegen des Erhaltungszustandes ist die Anzahl der Lepidotrichia nicht genau zu ermitteln. Sie beträgt etwa 55 bis 60. Die Flossenstrahlen sind stark segmentiert. Vom 10. Flossenstrahl von vorn und ab 17. Flossenstrahl von hinten gerechnet nehmen sie gegen die Mitte beträchtlich an Länge zu und bedingen damit die spitz ausgezogene Form der Flosse.

In der Nähe des basalen Teils sind der Analflosse vorn zwei lange, grosse Fulcralschuppen vorgelagert. Sie zeigen die Form von langen, verzerrten Rhomboiden und sind von S-förmigen Rändern begrenzt.



Fig. 51. *Horrida arvensis* (Exemplar von Val P. im Val Anadolosse, Zirkon nat. Gr.)

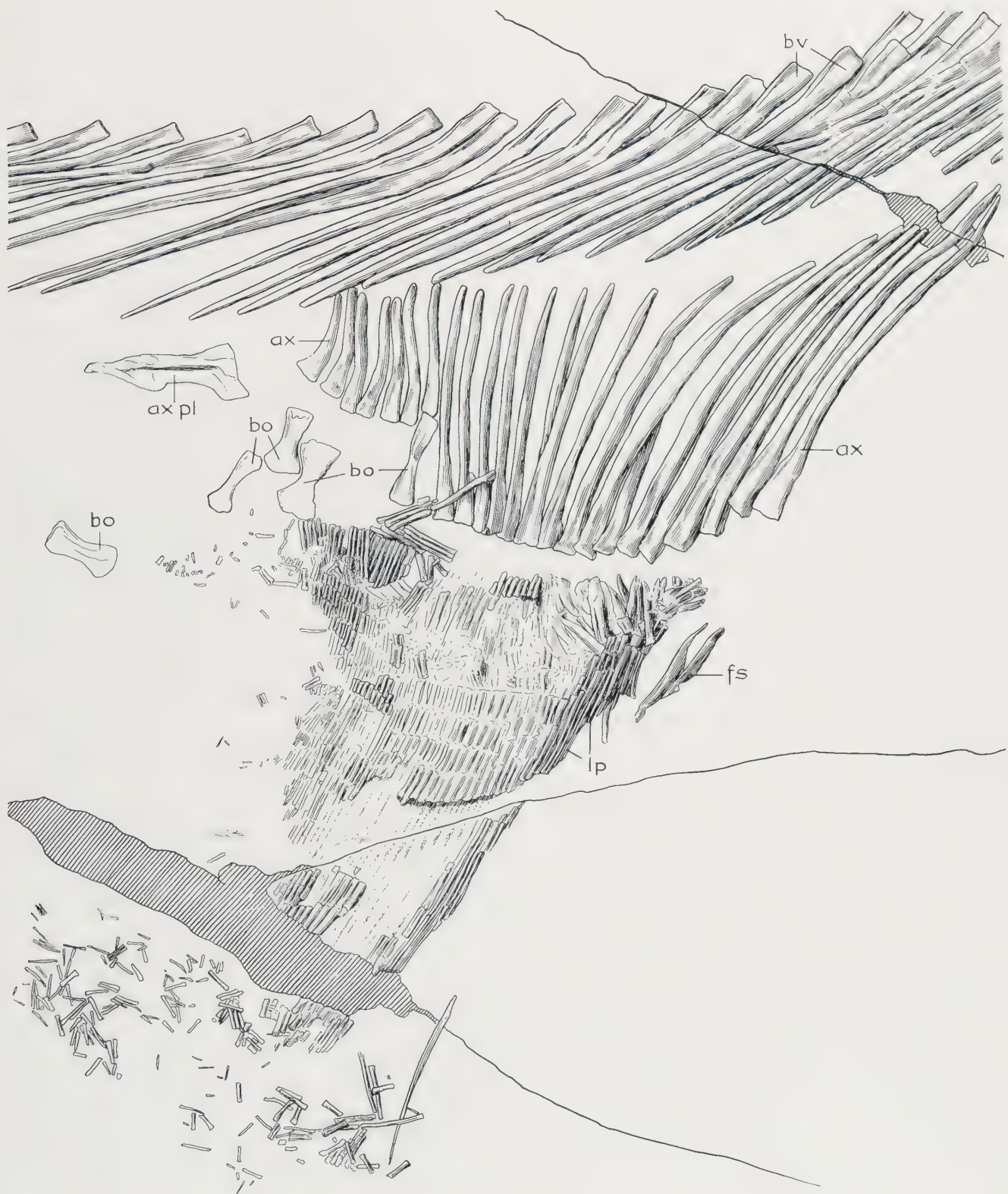


Fig. 52
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina). Analflosse. Nat. Gr. ax: Axonoste, axpl: Axonostplatte, bo: Baseoste, bv: Basi-
 ventrale, fs: Fulcralschuppen, lp: Lepidotrichia.

5. Die Dorsalflosse (Fig. 53-54, Taf. 1)

Die Dorsalflosse steht einigermaßen in natürlichem Zusammenhang mit dem Axialskelett. Die Axonoste und Baseoste sind nicht mehr im natürlichen Verband, sondern unregelmässig verstreut.

a) Die Axonoste (ax)

Es sind drei Axonoste erhalten, die durch ihre bedeutende Länge auffallen. Von vorne gegen hinten nimmt ihre Länge allmählich ab. Sie sind gerade gestreckt und schmal. Gegen das ventrale Ende laufen sie spitz aus. Bis in den Bereich des dorsalen Endes behalten sie eine mehr oder weniger gleiche Breite bei. In der Mitte sind sie leicht eingeschnürt. Im Bereich des proximalen Endes erreichen sie ihre grösste Breite. Dieses Ende ist kolbenartig erweitert, so dass sie an ein Ruder erinnern. Sie stellen die Verbindung der Baseoste mit dem Axialskelett her.

Bei *B. groenlandica* (E. NIELSEN, 1949) sind die Axonoste zahlreicher. Die hinteren Axonoste waren beim vorliegenden Exemplar offenbar nur knorpelig entwickelt.

b) Die Axonost-Platte (axpl)

Die Axonost-Platte zeigt einen ähnlichen keilförmigen Umriss wie derjenige der Analflosse. Am caudalen Ende wird sie von einem einspringenden Winkel begrenzt. Die Längsränder schnüren die Platte in der Mitte ein. Eine in der Knochenmitte in der Längsrichtung ziehende Furche trennt diese Platte in zwei etwa gleiche Partien.

c) Die Baseoste (bo)

Distal von den Axonosten folgen die Baseoste. Sie sind ebenfalls schmal und lang und an einem oder an beiden Enden verbreitert. Die grossen Baseoste sind entweder gerade gestreckt oder nach einer Seite abgebogen oder zeigen

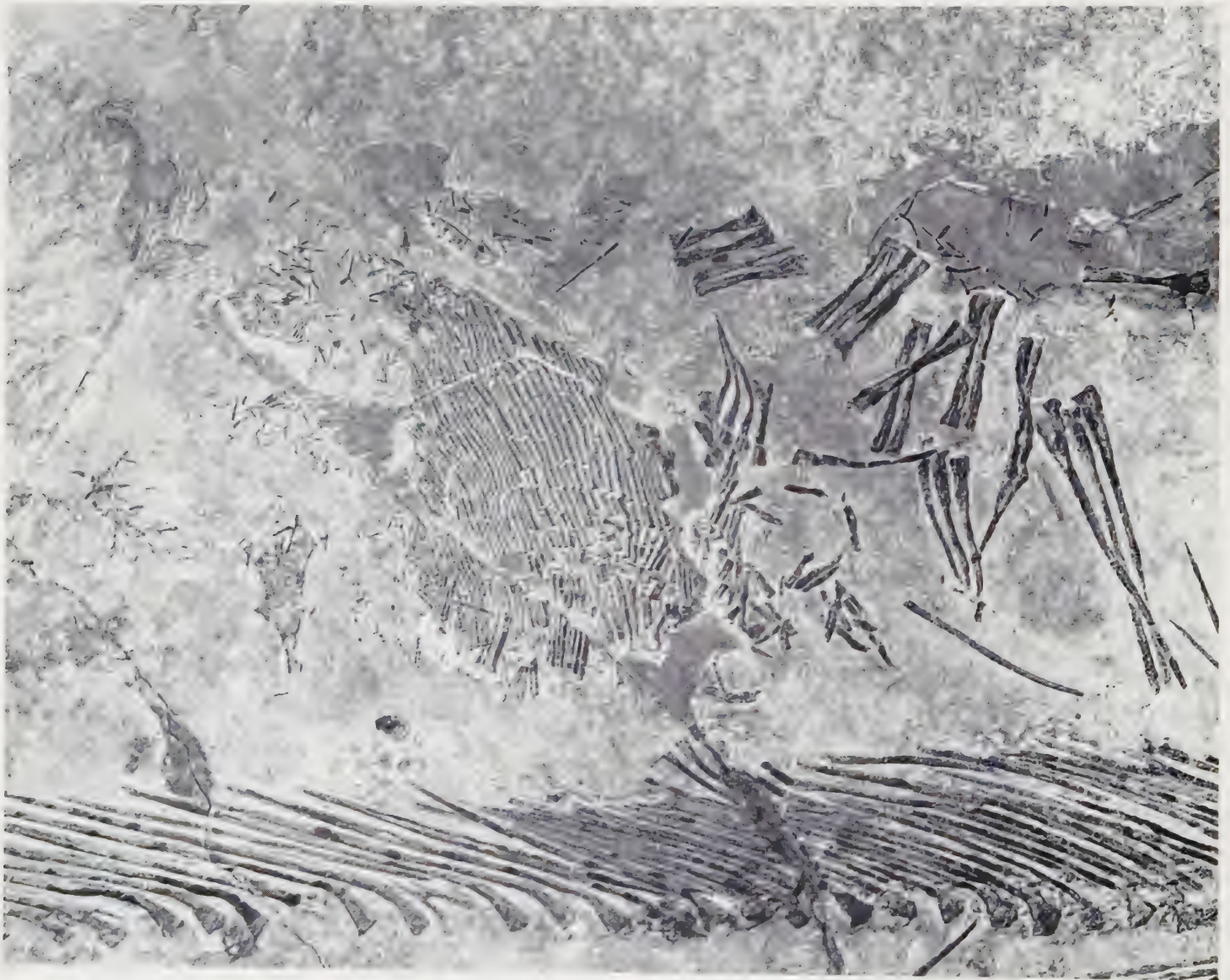


Fig. 53

Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina). Dorsalflosse, etwas verkleinert.

eine S-Krümmung, während die ganz kleinen Baseoste rechteckförmig sind. Die vordersten, grössten Elemente sind ruderförmig, am distalen Teil am breitesten und laufen proximal spitz aus, oder sie zeigen dort die geringste Breite. An den Enden sind sie meist verbreitert. Im Vergleich zu den Axonosten sind die Baseoste wesentlich kürzer. Gegen hinten nimmt die Länge der Baseost-Elemente allmählich ab. Die vorderen sind lang und schmal, während die hinteren im Verhältnis zu ihrer geringen Länge breiter sind. Diese Längenabnahme erfolgt allmählich und ist von Knochen zu Knochen nur gering. Die Zahl der Baseoste beträgt etwa 22 bis 25.

d) *Die distalen Ossifikationen (do)*

Den vordersten Baseosten sind kleine, etwa quadratische, sogenannte distale Ossifikationen vorgelagert.

Die Axonoste und die neun vordersten Baseoste ziehen in schräger Richtung nach hinten. Die daran anschliessenden Baseoste sind gerade, also senkrecht zur Wirbelsäule orientiert.

e) *Die Lepidotrichia (lp)*

Die in ihren Umrissen etwa dreieckige Dorsalflosse ist wesentlich breiter als die Anal-, Brust- und Bauchflosse.

Sie ist am Exemplar von Val Porina nicht vollständig erhalten. Soweit sich ermitteln lässt, sind die randlichen Lepidotrichia schmal und kurz. Gegen die Flossenmitte nimmt ihre Länge allmählich, von vorne her ziemlich rasch zu. Die Lepidotrichia nehmen distalwärts bis gegen die Flossenmitte an Breite zu, um sich gegen das Flossenende wieder etwas zu verschmälern. Da am Vorderrand die Lepidotrichia unregelmässig zerstreut liegen, kann keine genaue Zahl der Strahlen angegeben werden. Sie muss etwa 55-60 betragen.

6. Die Caudalflosse (Fig. 55-57, Taf. 1)

Die vollständig erhaltene Schwanzflosse fällt durch ihre Symmetrie auf. Dorsal- und Ventrallappen sind gleich gross, lang und schmal. Von der Basis aus, wo die Lappen ihre grösste Breite besitzen, werden sie gegen distal etwas schmaler, um am Ende spitz auszulaufen. Die ganze Flosse ist durch ihre bedeutende Höhe gekennzeichnet und tief eingebuchtet.

Der ventrale Lappen nimmt die Reihen der Lepidotrichia auf, während der dorsale Lappen zur Hauptsache von langen und schmalen Schuppen bedeckt ist. Diese ziehen weit in die Rumpffregion über den Basidorsalia in Richtung zur Dorsalflosse vor.



Fig. 54
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina). Dorsalflosse, $\frac{6}{7} \times$ nat. Gr. ax: Axonoste, axpl: Axonostplatte, bd: Basidorsale, bo: Baseoste, do: distale Ossifikationen, sn: Supraneuralia.



Fig. 23 *Birgeria stensiöi* ALDINGER (Exemplar von Val Porina). Caudalflosse. Zirka nat. Gr.

a) *Ventraler Flossenlappen: Lepidotrichia* (lp, Fig. 56)

Hier sind die Flossenstrahlen zur Hauptsache gerade, am proximalen Ende biegen sie nach vorne und am distalen Ende etwas gegen hinten um. Das gilt vor allem für die mittleren Strahlen. Die Lepidotrichia sind hier ausserordentlich gut erhalten. Sie sind durch Lücken, Nähte, Quervertiefungen in kleine 3–8–10 mm lange und 1–1,5 mm breite Segmente gegliedert, die etwas eingeschnürt sind. Am vorderen und am hinteren Flossenrand sind die einzelnen Segmente etwas länger als im mittleren Bereich. Es treten also kurze, gedrungene breite, neben langen schmalen Segmenten auf. Von total 37 Flossenstrahlen zählen die längsten bis zu 30 Segmente. Gegen die Mitte nimmt ihre Breite zu. Vom Vorderrand nimmt die Länge der Strahlen gegen hinten zu, weiter caudal ist die Zunahme besonders gross, so dass der Flossenlappen schmal und zugespitzt ist. Hinten am Einschnitt der Schwanzflosse, wo beide Lappen zusammenstossen, befinden sich 20 nicht deutlich unterteilte Strahlen, die von den ventralen arcualen Ossifikationen sich fächerartig gegen diesen Einschnitt ausbreiten.



Fig. 56
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).
Caudalflosse, Ventralappen. $\frac{4}{5} \times$ nat. Gr.
lp: Lepidotrichia, pr.hy.: Hypuralfortsatz, s: Schuppen, va: ventrale arcuale Ossifikationen.

b) *Dorsaler Flossenlappen: Schuppen* (s)
Fulcralschuppen-Fulcren (fs, Fig. 57)

Die den dorsalen Lappen bedeckenden Schuppen sind extrem in die Länge gezogene Rhomben oder Rhomboide; sie sind äusserst schmal und extrem lang. Es liegen zwei verschiedene Grössentypen vor. Auffällig grosse Schuppen umfassen beiderseits die dorsalen Randpartien des Flossenlappens. Sie sind am unteren Ende gabelförmig und ähnlich einer Klammer gestaltet. Sie fassen diese Randregionen ein und verstärken sie. Dasselbe Verhalten zeigt auch *Acipenser* (E. S. GOODRICH, 1930, p. 118). Die Anzahl dieser Fulcralschuppen oder Fulcren beträgt am vorliegenden Exemplar etwa 14.

Unterhalb dieser Randzone schliessen zahlreiche Reihen kleinerer sogenannter Körperschuppen oder normaler Schuppen (s) an. Sie zeigen einen ähnlichen Umriss wie die Fulcren, sind aber nur einfache rhombische, äusserst lange, schmale Platten, die eng aneinanderschliessen. Jede Schuppe ist an ihren Enden zwischen den Spitzen von zwei anschliessenden Schuppen verkeilt, und zwei weitere flankieren beidseitig ihren mittleren Bereich, so dass eine Schuppe maximal von sechs anderen umgeben ist. Auffallend bei *Birgeria* sind die langen, schmalen Schuppen, die bei *Palaeoniscus* (H. ALDINGER, 1937) und *Pteronisculus* (E. NIELSEN, 1942; J. P. LEHMAN, 1952) wesentlich breiter und fast genau rhombusförmig sind. Allerdings sind nach J. BLOT (1966) auch bei ursprünglichen Palaeonisciden die Schwanzschuppen schmal.

Die Schuppenreihen ziehen beim Exemplar von Val Porina von der Spitze des Dorsallappens gegen die Schwanzwurzel, um dann um etwa denselben Betrag weiter in die dorsale Hälfte der Wirbelsäule zu ziehen. Im Bereich der Schwanzregion liegen etwa 23 bis 30 Schuppenreihen vor. Proximal sind es 30, distal sind es 23 Reihen.

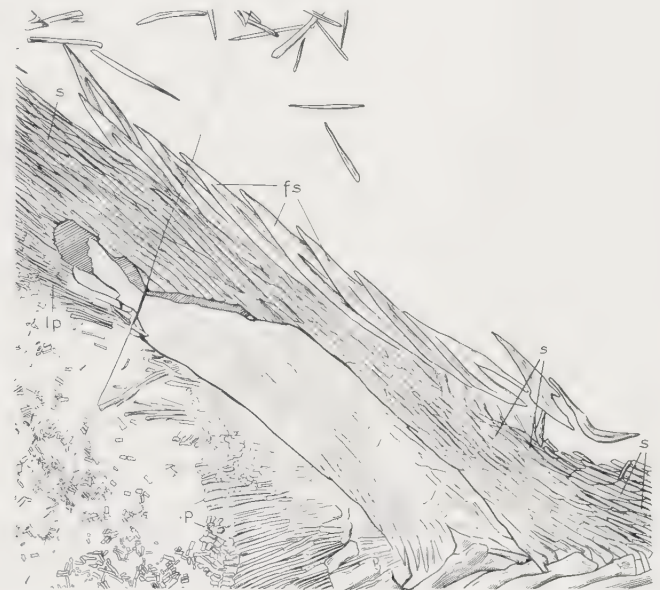


Fig. 57
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).
Caudalflosse, Dorsallappen, $\frac{5}{6} \times$ nat. Gr.
fs: Fulcralschuppen, lp: Lepidotrichia, s: Schuppen.

Der ventrale Rand des Dorsallappens ist mit etwa 10 Reihen schmaler Lepidotrichia bestanden. Die proximalen Segmente sind lang, die distalen sehr kurz.

c) *Die Schuppen des Seitenliniensystems* (ss, Fig. 45)

Wo die rhombischen Schuppen gegen die Chorda vordringen, liegen etwa quadratische, kleine Plättchen, die in einer Längsline angeordnet sind. Es sind Schuppen, die dem Seitenliniensystem angehören (Dimensionen: 1,5/1 mm). Nach E. NIELSEN (1949, pp. 280–281), der diese Schuppen auch an *B. groenlandica* feststellen konnte, be-

legen sie die ganze Längsausdehnung der Seitenlinie. Es ist am vorliegenden Exemplar nicht feststellbar, ob sich bei ihnen ein Kanal nach aussen öffnete.

Nach E. JARVIK (1959, p. 30, 47–48) sind die Lepidotrichia exoskelettale Elemente. Es handelt sich um umgewandelte Schuppenreihen, wobei die Segmente den Schuppen entsprechen. Tatsächlich zeigen sie histologisch denselben Aufbau wie die Schuppen (siehe Seiten 67–69).

d) *Die ventralen arcualen Ossifikationen und ihre Hypuralfortsätze* (va+pr.hy, Fig. 45, 55–57)

Diese repräsentieren das Axialskelett in der Schwanzregion und bestehen vorn aus einer etwa dreieckigen, an die Chorda anschliessenden Platte (ventrale arcuale Ossifikation) und einem breiten, etwa rechteckigen distalen Fortsatz (Hypuralfortsatz). Im Gegensatz zu den Basiventralia ist er gegen hinten umgebogen. Die Verknöcherungen bilden eine Reihe, die sich in den Dorsallappen hinaufzieht. Gegen caudal nehmen sie an Grösse ab und sind terminal nur noch kleine, etwa rechteckige Platten. Diese Reihe ist gegen den Ventrallappen bogenförmig begrenzt. Einige dieser Knochenelemente in den mittleren Partien entziehen sich der Beobachtung, da sie von Schuppen überdeckt sind, was bei *B. groenlandica* (E. NIELSEN, 1949) nicht der Fall ist.

An diese ventralen arcualen Ossifikationen schliessen sich distalwärts in Richtung der proximalen Enden der Lepidotrichia des Ventrallappens lange, flache Platten an. Ihre Längsränder verlaufen gerade oder S-förmig. Wahrscheinlich sind es zusammengewachsene Schuppen oder Lepidotrichia, welche die Flossenpartien etwas verstärken. Nach E. NIELSEN (1949, p. 263) sind die ventralen Arcualia in der ganzen Schwanzregion unpaarig. Die Hypuralfortsätze sind möglicherweise Komponenten des Radialskelettes von Flossen. Nach O. NYBELIN (1963, pp. 487 bis 489) unterscheiden sich bei den Actinopterygiern die uralen Elemente und die davorliegenden Elemente der Caudalregion deutlich. Die Grenze wird dadurch markiert, dass sich die Caudalarterie spaltet und als rechte bzw. linke Arterie aus dem vom Haemalbogen gebildeten Kanal austritt. Der hintere Rand des letzten Haemalbogens ist demzufolge mehr oder weniger ausgebuchtet, bei vielen Arten sogar in einen rechten oder linken Vorsprung oder Processus ausgezogen, um die vordere Ansatzstelle für die lateralen Schwanzmuskeln zu bilden. Alles, was hinter der Aufspaltung der Caudalarterie liegt, bezeichnet O. NYBELIN (1963) als urale Elemente im eigentlichen Sinne, alles Craniale davor als praeurale Elemente. Als urale Elemente gelten in diesem Fall die ventralen arcualen Ossifikationen mit ihren Hypuralfortsätzen. Nach einer Hypothese von L. DOLLO ist der untere Caudallobus eine zweite, nach hinten gerückte Analflosse. Damit könnten nach O. NYBELIN (1963) die *Hypuralia* als *Radialia* dieser ehemaligen *Anal-flosse* gedeutet werden, die mit dem Axialskelett in Verbindung traten (mit den sogenannten ventralen arcualen Ossifikationen der Wirbelsäule) und verwuchsen. Eine solche Deutung ist plausibler, als wenn man die Hypuralia als Haemalstacheln auffasst, die nach Reduktion der entsprechenden Haemalbögen einen direkten Anschluss an die Wirbelkörper bzw. die Chorda erhalten hätten.

Die Beschuppung des Schwanzes bei *Birgeria* stimmt mit den Verhältnissen bei den Stören gut überein. *Acipenser* besitzt neben den kleinen Schuppen und Fulcren grosse rhombische Knochenplatten oder Schuppenschilder. Fast gleich wie bei *Birgeria* liegen die Verhältnisse bei *Polyodon*. Die feinen, schmalen Schuppenreihen sowie die Lepidotrichia stimmen mit *Birgeria* recht gut überein. Mit den Stören teilt *Birgeria* die Reduktion des Schuppenkleides.

Diskussion und Vergleiche

Schultergürtel und Brustflosse: Das Endoskelett des Schultergürtels des Exemplars von Val Porina und von *B. nielseni* (J. P. LEHMAN, 1952, pp. 266–271) enthält mehr Verknöcherungen als dasjenige von *B. groenlandica* (E. NIELSEN, 1949, p. 267), wo nur eine kreisrunde Scapularplatte und eine etwa dreieckförmige Platte überliefert sind. Da es sich hier um junge Individuen handelt, ist offenbar ein Teil der Knochen erst knorpelig entwickelt und damit nicht erhaltungsfähig. Da der Schultergürtel von *B. nielseni* am vollständigsten erhalten ist, diente er als Vorlage zur Rekonstruktion des Schultergürtels des Exemplars von Val Porina. Die Brustflosse des Exemplars von Val Porina ist etwas schmaler und relativ länger als bei der grönländischen Art. Nach E. NIELSEN (1949, p. 271) hielt *Birgeria* im Leben die Brustflosse vertikal, während sie von den Stören horizontal abgespreizt wird.

Beckengürtel und Bauchflosse: Die Form der Pelvisplatte ist bei allen drei *Birgeria*-Arten (*B. groenlandica*, E. NIELSEN, 1949, pp. 271–273, Fig. 79; *B. mougeoti*, E. STENSIÖ, 1921, pp. 192–199, Fig. 68, und Exemplar von Val Porina) ungefähr dieselbe. Nur in ihrer Form weichen die radialen Ossifikationen bei den verschiedenen Arten etwas ab. Bei *B. groenlandica* sind sie schmal und lang, Rechtecke von verschiedener Grösse. Dieser Umriss liegt neben keilförmigen Ossifikationen auch beim Exemplar von Val Porina vor. Ziemlich lange, schmale, an den Längsrändern eingeschnürte Knochenelemente verschiedener Grösse besitzt *B. mougeoti*. Nach Ansicht von E. STENSIÖ (1921) grenzen diese radialen Ossifikationen nicht direkt an die Pelvisplatte an, sondern waren mit knorpelig angelegten sogenannten Metapterygialelementen verbunden, die nicht erhalten sind. Was die radialen Ossifikationen betrifft, stimmt *B. groenlandica* mit dem Exemplar von Val Porina besser überein als mit *B. mougeoti*.

Dorsalflosse: Die Axonoste sind bei *B. groenlandica* (E. NIELSEN, 1949, pp. 274–276, Fig. 80) zahlreicher und nicht so lang wie am Exemplar von Val Porina, wo nur drei Verknöcherungen vorhanden sind. Die kürzeren Baseoste sind am Exemplar von Val Porina im Verhältnis zur Breite länger und schmaler als bei *B. groenlandica*. Die mehr oder weniger rechteckige Axonostplatte von *B. groenlandica* mit langen, spitz ausgezogenen Fortsätzen unterscheidet sich von der Axonostplatte des Exemplars von Val Porina, die wiederum auf Grund ihres keilförmigen Umrisses mit den Verhältnissen einer *B. sp.* aus Madagaskar (S. GUFFROY, 1956) übereinstimmt. Die Axonoste und Baseoste von *B. mougeoti* (E. STENSIÖ, 1921, pp. 191–192) zeigen ein ähnliches Verhalten wie bei *B. groenlandica*. Die Dorsal-

flosse des Exemplars von Val Porina ist im Verhältnis zur Breite kürzer als bei *B. groenlandica*.

Analflosse: Die grossen Axonoste des Exemplars von Val Porina sind gleich gestaltet wie bei *B. groenlandica* (E. NIELSEN, 1949, pp. 267–277, Fig. 81). Im Gegensatz zur grönländischen Art mit einem allmählichen Übergang von den grossen zu den kleinen Axonosten, erfolgt er beim Exemplar von Val Porina sprunghaft. Wie bei *B. groenlandica* tritt auch hier am hinteren Flossenende ein kurzes Axonost-Element auf mit einem breiteren distalen Ende als bei allen anderen Axonosten. Im Gegensatz zu *B. groenlandica* ist es auch im proximalen Teil breit und zeigt einen sanduhrartigen Umriss. Die Baseoste von *B. groenlandica* sind schmale Rechtecke, was für das Exemplar von Val Porina nur teilweise zutrifft. Die längeren Ossifikationen sind sanduhrförmig oder besitzen divergierende Längsränder. Die Axonostplatte bei *B. groenlandica* mit sanduhrförmigem Umriss und vier langen, spitzen Fortsätzen unterscheidet sich von der keilförmigen Axonostplatte des Exemplars von Val Porina. Das Skelett der Analflosse von *B. mougeoti* (E. STENSIÖ, 1921) zeigt im grossen und ganzen dieselben Züge wie bei den beiden anderen Arten. Die Analflosse ist bei *B. groenlandica* im Verhältnis zur Breite etwas kürzer als beim Exemplar von Val Porina.

	<i>B. groenlandica</i> (E. NIELSEN, 1949)	<i>B. sp. Madagaskar</i> (S. GUFFROY, 1956)	Exemplar von Val Porina
<i>Analflosse</i>			
Axonoste	22	23	24
Baseoste	10	—	6–8
Fulcren	—	—	+
<i>Dorsalflosse</i>			
Axonoste	12	15	3
Baseoste	29	29	24
Fulcren	—	+	—

Caudalflosse: Die Beschuppung im oberen Teil des dorsalen Lappens am Exemplar von Val Porina reicht etwas weiter ventral vor als bei *B. groenlandica* (E. NIELSEN, 1949, p. 261, Fig. 77) und verdeckt teilweise die ventralen arcualen Ossifikationen der caudalen Region. Ventraler und dorsaler Lappen sind beim Exemplar von Val Porina höher, kürzer und spitzer ausgezogen als bei *B. groenlandica* mit seinen breiten, niederen, stumpfen Flossenlappen, die schwach voneinander abgespreizt sind. Dadurch ist die ganze Flosse des Exemplars von Val Porina höher und kürzer. Bei allen Arten lassen sich die Schuppenreihen in der Rumpfregeion bis etwas vor die Dorsalflosse verfolgen. Die Zahl der Fulcren stimmt bei beiden hier verglichenen Arten überein. Als Besonderheit treten beim Exemplar von Val Porina auch an der Analflosse Fulcren auf. Die Schwanzflosse von *B. mougeoti* (E. STENSIÖ, 1921, p. 192, Taf. 24, 1) stimmt in ihrer Organisation mit dem Verhalten derjenigen von *B. groenlandica* und des Exemplars von Val Porina überein, steht hingegen, was die Form anbelangt, der grönländischen Art etwas näher.

In einer Tabelle sind für jede Flosse die Anzahl der radialen Ossifikationen, die Anzahl der Axonoste, der

Baseoste, der distalen Ossifikationen (sofern vorhanden) und die Anzahl der Lepidotrichia von vier *Birgeria*-Arten (*B. groenlandica*, *B. nielseni*, *B. sp.* aus Madagaskar, Exemplar von Val Porina) zusammengestellt (siehe Tabelle 4).

An der Bauchflosse von *B. mougeoti* fallen die zahlreicheren radialen Ossifikationen (16–17) auf, verglichen mit jenen Arten, bei welchen nur 13–14 Verknöcherungen vorliegen. Wie oben erwähnt, trägt die Dorsalflosse des Exemplars von Val Porina nur drei Axonoste, während *B. groenlandica* deren 13–15 aufweist. Ebenso zeigt das Exemplar von Val Porina etwas weniger Baseoste als *B. groenlandica*. Die bei *B. groenlandica* und *B. nielseni* wesentlich breiteren Flossenstrahlen zeigen bei allen vier Arten bezüglich ihrer Anzahl ein weitgehend übereinstimmendes Verhalten.

Am Axialskelett sowie an der Bauchflosse zeigen sich bei *B. mougeoti* mehr Knochenelemente als bei den anderen Arten. Man muss annehmen, dass hier ein besonders guter Verknöcherungsgrad vorliegt, der für adulte stratigraphisch ältere Arten (wie auch für *B. nielseni*) typisch sein könnte.

Bei *Pteronisculus* (E. NIELSEN, 1942, p. 217, Fig. 50, pp. 223–228, 238–255; J. P. LEHMAN, 1952, pp. 66–68) sind die radialen Ossifikationen, die Axonoste und Baseoste wesentlich breiter und kürzer als bei *Birgeria*. Besonders massiv entwickelt ist bei *Pteronisculus* der Schultergürtel mit einem kräftigen Mesocoracoid. Die Pelvisplatte zeigt gegenüber *Birgeria* einen verschiedenen Umriss.

Nach E. NIELSEN (1949, p. 275) ist die Axonostplatte ein Verschmelzungsprodukt der caudalen Elemente der Axonostserien, was bei ursprünglichen Actinopterygiern wie *Pygopterus nielseni* (H. ALDINGER, 1937, p. 175, Fig. 42, 47), bei *Australosomus* und *Pteronisculus* (E. NIELSEN, 1942, p. 241, Fig. 50) noch festzustellen ist. An der Axonostplatte von *B. groenlandica* ist das nicht mehr ersichtlich. Im Gegensatz dazu zerteilt eine Längsfurche beim Exemplar von Val Porina diese Platte in zwei gleiche Elemente, die in ihren Umrissen noch an Axonoste erinnern.

Bei den meisten Palaeonisciformes besteht das Endoskelett der Dorsalflosse aus Axonosten und Baseosten. Wie bei *Birgeria* kommt bei *Pteronisculus* und *Boreosomus* noch eine Serie distaler Ossifikationen hinzu.

E. NIELSEN (1949, pp. 274–275) stellte an der Dorsalflosse von *B. groenlandica* eine Reduktion der vordersten Radialia fest, was andere Palaeonisciden nicht zeigen.

Am Skelett der Analflosse von *Birgeria* fallen besonders die teilweise reduzierten Baseostserien auf. Damit schaltet sich *Birgeria* zwischen Palaeonisciden mit zwei deutlich ausgebildeten Serien (Axonoste und Baseoste) und Palaeonisciden mit nur einer Serie radialer Elemente ein. Nach H. ALDINGER (1937) kann bei *Pygopterus nielseni* die einzige Serie im Endoskelett der Analflosse als Axonoste aufgefasst werden. Die distale Serie entspricht den distalen Ossifikationen. Die Baseostserie ist in diesem Fall reduziert, was auch bei *Pteronisculus* der Fall sein könnte. Auch die Analflosse muss ursprünglich aus drei Knochenreihen bestanden haben, von denen die Baseoste zuerst partiell, dann ganz unterdrückt oder nur noch knorpelig ausgebildet wurden.

Im Bau der Bauchflosse unterscheidet sich *Birgeria* nach E. NIELSEN (1949) nicht stark von primitiven Chon-

drostei, wie zum Beispiel *Pteronisculus*, *Boreosomus*, *Pygopterus*¹⁰⁾.

Grosse Übereinstimmungen im Bau der Bauchflosse bestehen bei *Birgeria* und *Acipenser* (E. S. GOODRICH, 1909, p. 303, Fig. 278). Bei *Acipenser* zweigen radiale Ossifikationen von der Pelvisplatte ab und sind länger als die homologen Elemente bei *Birgeria*. Nach E. J. WHITE (1939, pp. 54–60) sind an der Brustflosse von *Acipenser* die hinteren drei radialen Ossifikationen proximal verwachsen.

Birgeria zeigt diese Fusionen nicht, was als ursprünglich zu werten ist. Bei *Acipenser* liegt die Dorsalflosse gegenüber der Analflosse. Beide befinden sich weit hinten, ähnlich wie bei *Birgeria*. Im Gegensatz zu den ähnlich ausgebildeten Dorsal- und Analflossen bei *Birgeria* ist die Dorsalflosse von *Acipenser* breit, nieder, gross und am distalen Ende stumpf. Sehr gute Übereinstimmungen zwischen *Birgeria* und *Acipenser* bestehen im Skelett der Schwanzflosse. In Form und Aufbau der Caudalflosse, in der Verteilung und Ausbildung der Schuppen und Lepidotrichia stimmt *Birgeria* ausserordentlich gut mit *Polyodon* überein. An *Acipenser* fällt die deutlich asymmetrische Schwanzflosse auf, mit langem, grossem Dorsallobus und einem kleineren, kürzeren Ventralappen. Bei *Polyodon* sind beide Lappen in ihren Umrissen annähernd gleich. *Birgeria* besitzt wie die Mehrzahl der Palaeonisciden eine äusserlich symmetrische Caudalflosse. Analflosse und Dorsalflosse sind in ihren Umrissen annähernd gleich. *Chondrosteus* hat ähnlich wie *Polyodon* eine hohe und fast symmetrische Schwanzflosse.

Grosse Unterschiede sind in der Ausbildung der Brustflosse zwischen *Birgeria*, *Acipenser* und *Polyodon* nicht festzustellen. Die radialen Ossifikationen verwachsen beim Stör teilweise proximal.

Die Anzahl der radialen Elemente an der Dorsalflosse beträgt nach E. S. GOODRICH (1930, p. 118) bei *Acipenser ruthenus* 20, bei *Birgeria* sind es 30. An der Analflosse derselben Stör-Art sind es 11, verglichen mit 22 Strahlen bei *Birgeria*. Diese Elemente sind beim Stör zahlenmässig reduziert. Es liegt nur eine Reihe von Verknöcherungen vor (Axonoste). Die bei *Acipenser ruthenus* massiver ausgebildeten distalen Ossifikationen schliessen damit direkt an die Axonoste an. Die Lepidotrichia der Störe zeigen ein ähnliches Verhalten wie bei *Birgeria*.

7. Beschuppung, Körpergestalt und Grössenverhältnisse von *Birgeria* (Fig. 58, Tafel 2)

Bei *Birgeria* ist das Schuppenkleid bis auf den Dorsallappen und eine Region des Achsenskelettes vor der Cauda-

¹⁰⁾ Nach H. ALDINGER (1937, pp. 177–178) ist das Zahlenverhältnis zwischen den Flossenträgern der Dorsalis und Analis verschieden. Die beiden Flossen sind wahrscheinlich in einer etwas verschiedenen Weise konzentriert worden. In der Dorsalflosse sind vermutlich alle Muskelknospen und Skelettanlagen auf die Hälfte oder noch stärker der ursprünglichen Ausdehnung der Flosse zusammengedrängt worden. In der Analis hat offenbar die Konzentration der Skelettanlagen hauptsächlich im hinteren Teil stattgefunden. Der vordere Teil ist annähernd monomer und nicht konzentriert. Die Konvergenz der Flossenträger gegen die Flossenbasis scheint auf eine Verkürzung der Flossenbasis hinzudeuten.

lis reduziert. Im Gegensatz dazu sind die Palaeonisciden meist mit grossen rhombischen, relativ dicken Ganoidschuppen ausgerüstet, die den ganzen Rumpf samt eines Teiles der Schwanzregion regelmässig bekleiden. Wie in einem weiteren Abschnitt gezeigt wird, fehlt der *Birgeria*-Schuppe die Dentin- und Ganoin-Schicht; es liegen reine Knochenplättchen vor. Die dem Seitenliniensystem des Rumpfes angehörenden Schuppen bei *Birgeria* betrachtet E. STENSIÖ als kurze knöcherne Röhren. Es sind eigentlich unregelmässig gerundete dünne Platten, die von der Seitenlinie in longitudinaler Richtung durchlaufen werden. E. NIELSEN (1949, pp. 289/90) zählte etwa vier Seitenlinienschuppen pro Myotom, was am Exemplar von Val Porina nicht eindeutig festgestellt werden kann.

Das Pigment der nackten Haut von *Birgeria* war an dem E. NIELSEN (1949) zur Verfügung stehenden Untersuchungsmaterial noch etwas erhalten. Dadurch war es mit grösserer Sicherheit als sonst möglich, die Körperform zu rekonstruieren.

Der Rumpf von *Birgeria* ist im Vergleich zu *Palaeoniscus* und *Pteronisculus* extrem schlank, nieder und stromlinienförmig. Bauch und Rücken sind etwas abgerundet. Noch schlanker sind *Acipenser* und *Polyodon*. Anal- und Dorsalflosse stehen bei *Birgeria* einander gegenüber und befinden sich weit hinten, in unmittelbarer Nähe der Schwanzflosse. Bei Palaeonisciden liegen diese Flossen in der Regel weiter vorn und stehen einander nicht gegenüber. Wie wir noch sehen werden, hängt dies mit der Lebensweise zusammen.

Auf Grund der guten Erhaltung des Exemplars von Val Porina sei von dieser Form eine Rekonstruktion gegeben (Fig. 58, Tafel 2). Anal- und Dorsalflosse liegen im Vergleich zu *B. groenlandica* etwas weiter vorne. Die Schwanzflosse ist beim Exemplar von Val Porina höher, und ihre Lappen sind schmaler und laufen spitz aus, während der Schwanz von *B. groenlandica* nieder ist und aus kürzeren, breiteren Lappen besteht, deren Enden abgerundet sind. Auch die anderen Flossen des Exemplars von Val Porina sind stärker zugespitzt und relativ schmaler. Der Körper des Exemplars von Val Porina ist gedrungen und etwas höher als bei *B. groenlandica* (Fig. 58).

Nach J. BLOT (1966) ist die Verschiebung der Analis und der Dorsalis nach vorn (bzw. nach hinten) eine Folge der Grössenzunahme, also des Wachstums des Fisches. Tatsächlich liegt der von E. NIELSEN (1949, p. 261) rekonstruierten *B. groenlandica* ein kleiner Fisch von etwa 18 cm Länge zugrunde, während das Exemplar von Val Porina 111 cm lang ist.

Die Grössenverhältnisse der verschiedenen *Birgeria*-Arten sind tabellarisch zusammengestellt (Tab. 5). Die kleinsten Exemplare gehören der Art *B. groenlandica* aus der unteren Eotrias an, wo E. NIELSEN (1949) zwei Grössenklassen feststellte, nämlich kleine (junge) und grosse (adulte) Fische. Zwischen diesen beiden Bereichen fehlen Übergangsformen. Ihre Maximalgrösse erreichten *B. groenlandica*-Exemplare mit 80 cm.

B. mougeoti aus der oberen Eotrias Spitzbergens soll nach E. STENSIÖ (1921, p. 151) eine totale Länge von 100 bis 200 cm erreichen. Das Exemplar von Val Porina befindet sich mit 111 cm Länge in diesem Messbereich.

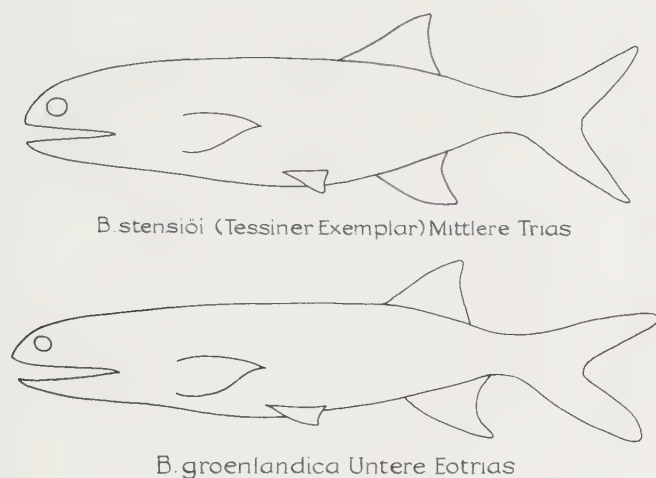


Fig. 58
Umrisse und Gestalt von *B. stensiöi* ALDINGER (Exemplar von Val Porina) und *B. groenlandica* STENSIÖ.

Im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung innerhalb der Gattung *Birgeria*, die von geologisch älteren zu geologisch jüngeren Formen führt, ergeben sich folgende Trends:

1. Eine deutliche Zunahme der Körpergrösse.
2. Eine lange, niedere Schwanzflosse mit breiten, stumpfen Lappen wird höher, ihre Lappen werden schmaler und laufen spitz aus.
3. Der lange, niedere Körper wird gedrungener und im Verhältnis zu seiner Länge höher, ein Verhalten, das auch der Schädel zeigt.

8. Mikroskopischer Bau der Schuppen und Lepidotrichia

a) Schuppen von *Birgeria stensiöi* (Exemplar von Val Porina)

Das auf Fig. 72 dargestellte Präparat zeigt einen Querschliff durch ein Fulcrum. Die Anwachsstreifen lagern sich als konzentrische Ringe an. In unregelmässigen Abständen treten sie als dunkle, etwas breitere Streifen hervor. Von den Schuppenflanken aus ziehen die Sharpeyschen Fasern gegen die Schuppenbasis. Auf dem Scheitel der Schuppen sind sie kaum erkennbar, treten jedoch an den Flanken deutlich hervor. Sie durchqueren die Anwachsstreifen meist in einem spitzen Winkel. Dort, wo sich die Anwachsstreifen drängen, bilden sie mit ihnen einen rechten Winkel. Sie ändern also die Richtung, was bei stärkerer Vergrösserung des Präparates (Fig. 59) zu erkennen ist. Die Fasern werden gegen das Schuppenzentrum dünner. Zahlreiche Krümmungen verleihen ihnen einen welligen Verlauf. Die vielen runden und dreieckförmigen Knochenlakunen ordnen sich mehr oder weniger den Anwachsstreifen an. Normalerweise haben alle Knochenlakunen etwa dieselbe Grösse. Sie hängt allerdings von der Richtung der Schnittebene ab. Im Gegensatz zu den anderen Regionen sind sie an der Scheitelzone etwas grösser und zudem unregelmässig angeordnet. An der Scheitelzone einer weiteren Schuppe sind die Knochenlakunen durch ihre Grösse ge-

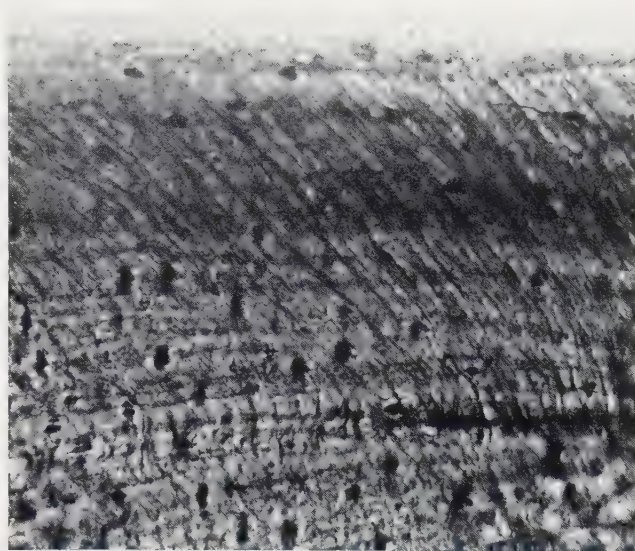


Fig. 59
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).
Fulcralschuppe (Querschliff). Sharpeysche Fasern, Anwachsstreifen und Knochenlakunen. 360 × nat. Gr.

kennzeichnet. Diese Zone mit grossen Hohlräumen ist von allen anderen Bezirken deutlich abgrenzbar. Eine stärkere Vergrösserung (Fig. 60) zeigt die Knochenlakunen als Ellipsen mit verschiedenen stark gebogenen Rändern. Von beiden Enden der Ellipse ziehen zwei lange Fortsätze in die Knochensubstanz. Sie ordnen sich den konzentrischen Anwachsstreifen an.

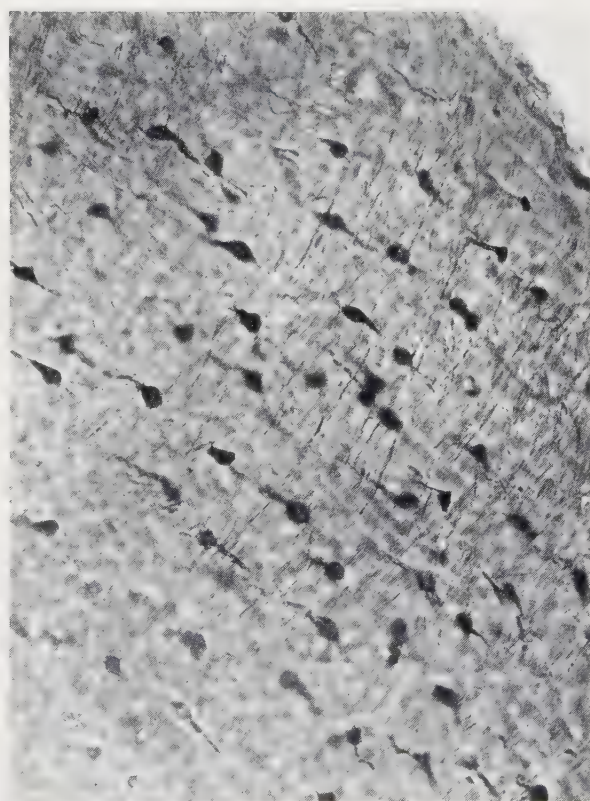


Fig. 60
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).
Fulcralschuppe (Querschliff). Knochenlakunen. 320 × nat. Gr.

Ein weiteres Präparat (Fig. 61) zeigt eine normale Schwanzschuppe im Längsschliff. Sie lässt sich in verschiedene Zonen gliedern, die durch dunkle breite Streifen (Drängungen der Anwachsstreifen) voneinander getrennt sind. Im obersten Bereich sind die Anwachslinien in den mittleren Partien parallel angeordnet, biegen am rechten und linken Ende um, so dass sie langgezogene Ellipsen bilden, längs welchen sich die Knochenlakunen anordnen. In den unteren Zonen durchziehen die Faserstrukturen das Präparat schräg und durchlaufen die dunklen Streifen in einem spitzen Winkel. Je nach ihrer Lage sind die Knochenlakunen elliptisch oder kreisrund, wobei sich die extrem langen Zellen der Längsachse der Faserstruktur anordnen. Im unteren Bereich dieser Zone erscheinen wieder elliptische Faserstrukturen.



Fig. 61
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).
Normale Schwanzschuppe (Längsschliff). 72 × nat. Gr.

Ein anderes Präparat zeigt eine normale Schwanzschuppe im Querschliff (Fig. 62). Hier lagern sich die konzentrischen Zuwachsringe um drei Knochenzentren an, die dicht beieinander in der Mitte des Querschliffes liegen. Es sind drei von den Aussenstrukturen unabhängige, eigene Systeme, die ebenfalls mehrere konzentrische Anwachsstreifen enthalten. Das Schuppenwachstum scheint also an drei nahe beieinander liegenden Zentren zu beginnen. Diese drei Schuppensysteme wachsen, bis sie sich gegenseitig berühren. Dann legen sich gemeinsame Anwachsstreifen um alle drei Teilsysteme herum. Es liegt also eine zusammengesetzte Schuppe vor, die aus drei etwa gleichwertigen Teileinheiten aufgebaut ist. Jetzt versteht sich auch der besondere Aufbau des oben besprochenen Präparates (Fig. 61). Wird eine Schuppe mit drei solchen Teileinheiten längsgeschliffen, so ergibt sich das Bild des Präparates auf Fig. 61. Der Schnitt durchzieht zwei dieser Teilschuppen, die als langgestreckte Ellipsen zu sehen sind. Die hinter diesen zwei Einheiten liegende dritte Teilschuppe ist nicht mehr getroffen.

Im Präparat auf Fig. 62 ziehen die Sharpeyschen Fasern von der Peripherie bis in die Zentralregion der drei Teileinheiten hinein. Das Präparat auf Fig. 63 zeigt eine



Fig. 62
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).
Normale Schwanzschuppe (Querschliff) mit drei Verknöcherungszentren. Zirka 28 × nat. Gr.

Schuppe, welche durch randliche Einschnürungen die Form einer 8 besitzt. Es sind möglicherweise zwei Ossifikationszentren, die nahe beieinander liegen, oder eventuell zwei zusammengewachsene Schuppen. Im polarisierten Licht treten die hellen Anwachsstreifen deutlicher zutage als bei gewöhnlichem Durchlicht. Das Verknöcherungszentrum, um das sich diese Anwachsstreifen anordnen, leuchtet ebenfalls hell auf. In den äusseren Regionen verlaufen die Sharpeyschen Fasern unregelmässig kreuz und quer.



Fig. 63
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).
Normale Schwanzschuppe (Querschliff, polarisiertes Licht).
50 × nat. Gr.

Die normalen Schwanzschuppen können, müssen aber nicht immer mehrere Ossifikationszentren aufweisen. An den *Birgeria*-Schuppen konnte ich keine Williamsonschen Kanäle feststellen.

b) *Lepidotrichia* von *Birgeria stensiöi* (Exemplar von Val Porina)

Die *Lepidotrichia* stimmen mit den Schuppen in der Struktur überein. Bei *Paramblypterus* zeigt sich ein deutlicher Übergang zwischen Schuppen und Flossenstrahlgliedern (J. BLÖT, 1966, p. 45). Eine entsprechende Erscheinung lässt sich auch am Rande des Dorsallappens der Caudalflosse von *Birgeria* beobachten. Hier verlieren die Schuppen allmählich ihre rhombische Gestalt, um in Flossenstrahlglieder überzugehen. Nach M. RAUTHER (1940) entstehen die *Lepidotrichia* in der äusseren Grenzschicht des Flossenmesenchyms. Phylogenetisch haben sie sich aus Schuppen entwickelt. Sie stimmen in bezug auf Schichtung der Hartschicht, der Durchsetzung mit Sharpeyschen Fasern sowie der Ausgestaltung des Oberflächenreliefs mit den Schuppen überein. Somit sind dies ebenfalls Hautossifikationen.



Fig. 64
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).
Lepidotrichium (Querschliff, polarisiertes Licht) mit Anwachsstreifen und Sharpeyschen Fasern. 55 × nat. Gr.



Fig. 65
Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina).
Lepidotrichium mit Knochenlakunen (Querschliff). 102 × nat. Gr.

Der Dorsalflosse von *Birgeria stensiöi* (Exemplar von Val Porina) entstammen *Lepidotrichia*, die quer geschliffen sind (Fig. 64–65). Sie stellen Knochenplatten dar, die aus konzentrischen Lamellen aufgebaut sind. Die Anwachsstreifen treten in gewissen Abständen gehäuft auf. Sharpeysche Fasern durchqueren diese Anwachslineien. Im polarisierten Licht (Fig. 64) sind sie auf dem ganzen Schuppenquerschnitt zu erkennen und zeigen radialen Verlauf. Die Knochenlakunen ordnen sich parallel zu den Anwachsstreifen an und besitzen die Form von schmalen, stark in die Länge gezogenen Ellipsen (Fig. 65).

c) *Schuppen des Störs (Acipenser sturio)*

Aus den Arbeiten von A. N. SEWERTZOFF (1926, 1931) und T. KERR (1940) geht hervor, dass die Stör-Schuppen wie bei *Birgeria* aus konzentrischen Knochenlamellen aufgebaute Knochenplatten sind, die neben Sharpeyschen Fasern Knochenzellen in regelmässiger Anordnung enthalten. In grösseren Schuppen können auch Kanäle (Williamsonsche Kanäle?) auftreten. Im Gegensatz zu *Birgeria* erhebt sich auf der Mitte der Oberfläche der Schuppe ein Kamm, der in einzelne Stacheln aufgelöst sein kann. Diese Stacheln, bzw. der Kamm, erhalten durch einen azellulären Überzug eine besondere Härte.

Nach A. N. SEWERTZOFF (1926, 1931) sind die vielfältig gestalteten Schuppen des Störs (Schwanzschuppe,

Seitenlinienschuppe, Fulcralschuppen sowie Schuppenschilder des Rumpfes) alles Abwandlungen der relativ flachen rhombischen Schwanzschuppe.

Zu Vergleichszwecken wurden Dünnschliffe von Schwanzschuppen, Fulcren und Schuppenschildern von *Acipenser sturio* angefertigt.

Das Präparat (Fig. 66) zeigt einen Querschliff durch ein Fulcrum. An der Spitze und an den Flanken gliedert sich eine äussere Zone ab, die wenig Knochenzellen enthält. Darunter schliesst ein aus konzentrischen Lamellen aufgebauter Sockel an, den zahlreiche Knochenlakunen durchsetzen. Er enthält zwei lange und zwei bis drei kürzere Hohlräume. Die einzelnen Osteoblasten ordnen sich mit ihren Fortsätzen in Schichten parallel der Grenze an, welche die äussere Zone von der inneren trennt. Sie umgeben zum Teil die Hohlräume, zum Teil ziehen sie gegen ihre

Grenzen. Nach A. N. SEWERTZOFF (1926) sind diese Hohlräume Kanäle für Blutgefässe.

Die Knochenlakunen (Fig. 67) zeigen in der Regel annähernd kreisrunde oder elliptische Umrisse. Sie weisen über sechs Fortsätze auf, die sich rasch verzweigen. An einigen Stellen beobachtet man, dass sich eine Knochenlakune mit ihren Fortsätzen mit drei benachbarten Lakunen verbindet. Knochenlakunen, die sich um einen Hohlraum gruppieren, zeigen elliptischen Umriss.

Die Fortsätze der Osteoblasten sieht man in stärkerer Vergrösserung als Röhren, die sich distal verengen. Sie zeigen meist einen gebogenen Verlauf.

Besonders schöne Knochenlakunen kennzeichnen einen Querschliff durch ein Fulcrum (Fig. 67). Hier lässt sich feststellen, dass sich die beiden Verzweigungen der Fortsätze nochmals aufspalten. Diese feinen Aufzweigungen



Fig. 66
Acipenser sturio L. Fulcralschuppe (Querschliff). 50 $\times$ nat. Gr.

gehen in ihren distalen Enden in die fein aufgegabelten Fortsätze benachbarter Osteoblasten über.

In einem Schliff parallel zur Oberfläche der Haut am Dorsallappen der Schwanzflosse (Fig. 68, 73) sind die typisch rhombischen Umrisse der Schuppen mehr oder weniger deutlich erkennbar. Das Präparat durchziehen in horizontaler Richtung parallel angeordnete dunkle Streifen. Es sind Ketten von runden Hohlräumen (Fig. 70), von welchen feine Kanäle in das Schuppeninnere führen, um dort zu enden. Feine Fasern (Sharpeysche Fasern) durchziehen die einzelnen Schuppen und treten besonders an deren Rändern deutlich hervor. Die zahlreichen Knochenlakunen sind je nach Schnittlage von verschiedener Grösse und in ihrem Umriss elliptisch bis kreisrund.

Die oben erwähnten Hohlräume sind in Fig. 68 deutlicher zu erkennen. Sie sind hier regelmässiger angeordnet

und kreisrund, und die einzelnen Ketten durchziehen das Präparat in leicht schräger Richtung. Überall dort, wo der Schliff durch die Mitte der Schuppe gelegt ist, sind grosse Knochenlakunen von annähernd runder Gestalt anzutreffen. Mit diesen Zonen wechseln andere Bereiche ab, wo diese Lakunen und deren Fortsätze kleiner, dafür aber zahlreicher sind. Sharpeysche Fasern durchziehen die Schuppen in schräger Richtung.

Die grossen Schuppenschilder der Störe (Fig. 69, 73) sind, wie schon erwähnt, aus konzentrischen Lamellen aufgebaute Knochenplatten, die zugespitzt sind. Ihre breite Basis ist dorsalwärts gebogen. Ihrer Oberfläche sind schmale oder breite Stacheln aufgelagert, auf deren Spitze ein azellulärer, harter Überzug sitzt. Bei stärkerer Vergrösserung (Fig. 70) enthalten sie, mit Ausnahme der Spitze, Knochenlakunen, die sie regelmässig durchsetzen

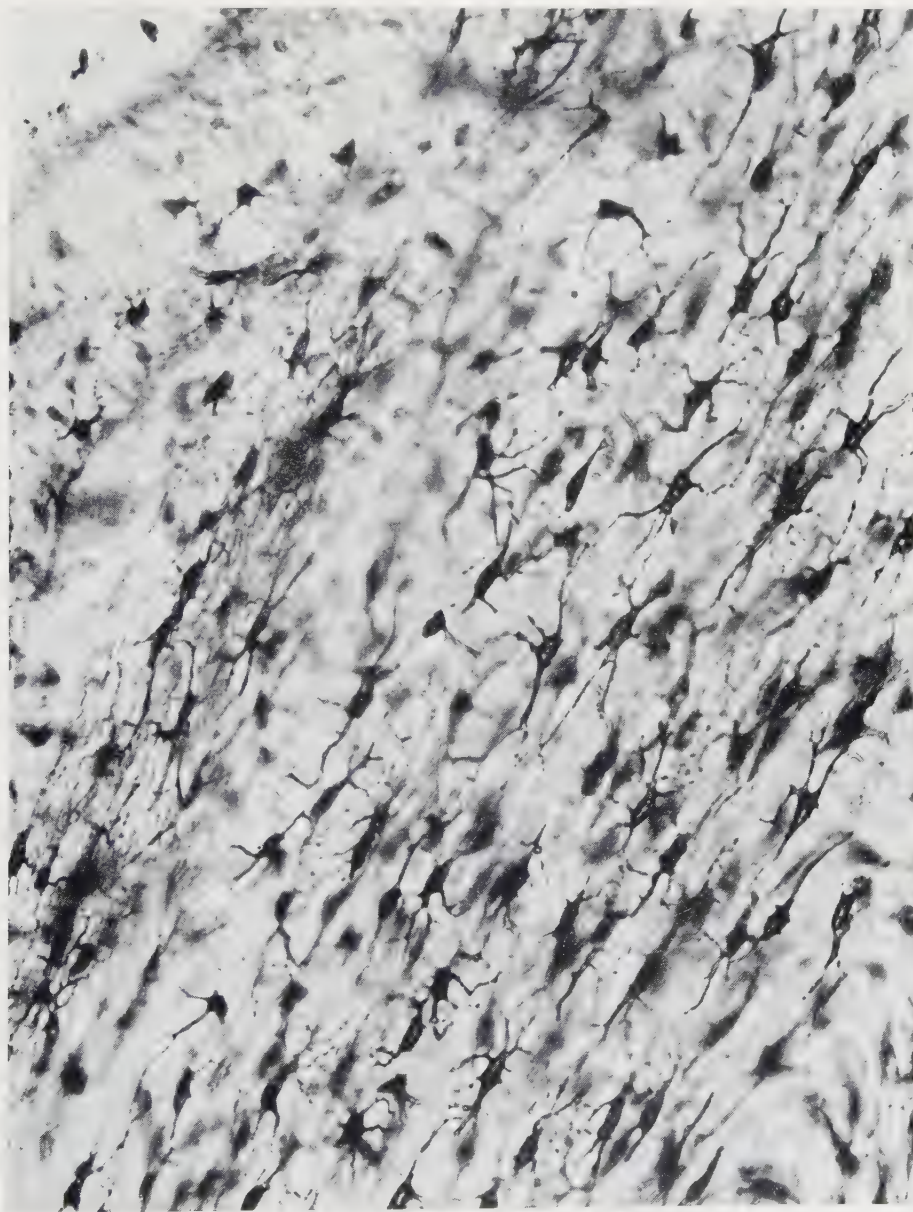


Fig. 67
Acipenser sturio L. Fulcralschuppe (Querschliff). Knochenlakunen. 272 $\times$ nat. Gr.

und den Umrissen der Stacheln parallel laufen. Unter der Basis der Stacheln schliesst sich eine Zone an, die relativ grosse Hohlräume in mehr oder weniger regelmässiger Anordnung enthält. Sie sind von rundem bis elliptischem oder unregelmässigem Umriss und nehmen Blutgefässe auf. An einem Präparat (Fig. 71) sind sie an der Spitze angereichert. Hier mündet ein Kanal nach aussen (?). Unterhalb des Bereiches mit den Hohlräumen folgt ein feinfaseriges Knochengewebe mit zahlreichen, den Lamellen parallel orientierten schmalen Osteoblasten.

Im Vergleich zu *Acipenser* ist die Schuppe von *Birgeria* wesentlich einfacher gebaut. Denn ihr fehlen die harten Überzüge und die Stachelkämme, ebenso die darunter anschliessenden Hohlräume bzw. Kanäle. Alle diese Besonderheiten der Schuppen des Störs sind als Neuerwerbungen zu beurteilen.

Grosse Schuppenschilder fehlen *Chondrosteus*, dem Vorfahren von *Acipenser* sowie *Birgeria* und *Polyodon*.

Diskussion und Vergleiche (Fig. 72, 73)

Beim Übergang von den Chondrostei über die Holostei zu den Teleostei verlieren die rhombischen Ganoidschuppen teilweise oder ganz die Dentinschicht (*Lepidosteus*-Typ der Schuppe), hernach die Ganoinschicht und schliesslich die Williamsonschen Kanäle (W. Gross, 1966, p. 45; H. P. SCHULTZE, 1966). Dann wandeln sich die rhombischen Knochenplatten in dünne Rundschuppen um und enthalten keine Knochenzellen mehr. Ein entsprechender Vorgang ist auch bei den Platysomiden zu beobachten. Die Knochenzellen können sich auch in den Williamsonschen Kanälen ansammeln, wie das *Orviciuina* aus dem Mitteldevon zeigt (T. ØRVIG, 1957; H. P. SCHULTZE, 1968). Hier und bei einigen anderen Palaeonisciden kann die typische Grube-Dorn-Gelenkung fehlen. Normalerweise ist die Ganoinschicht in Form von Leisten mit einem feinen Kanalsystem entwickelt, was der Schuppe eine stark gegliederte Oberfläche verleiht.

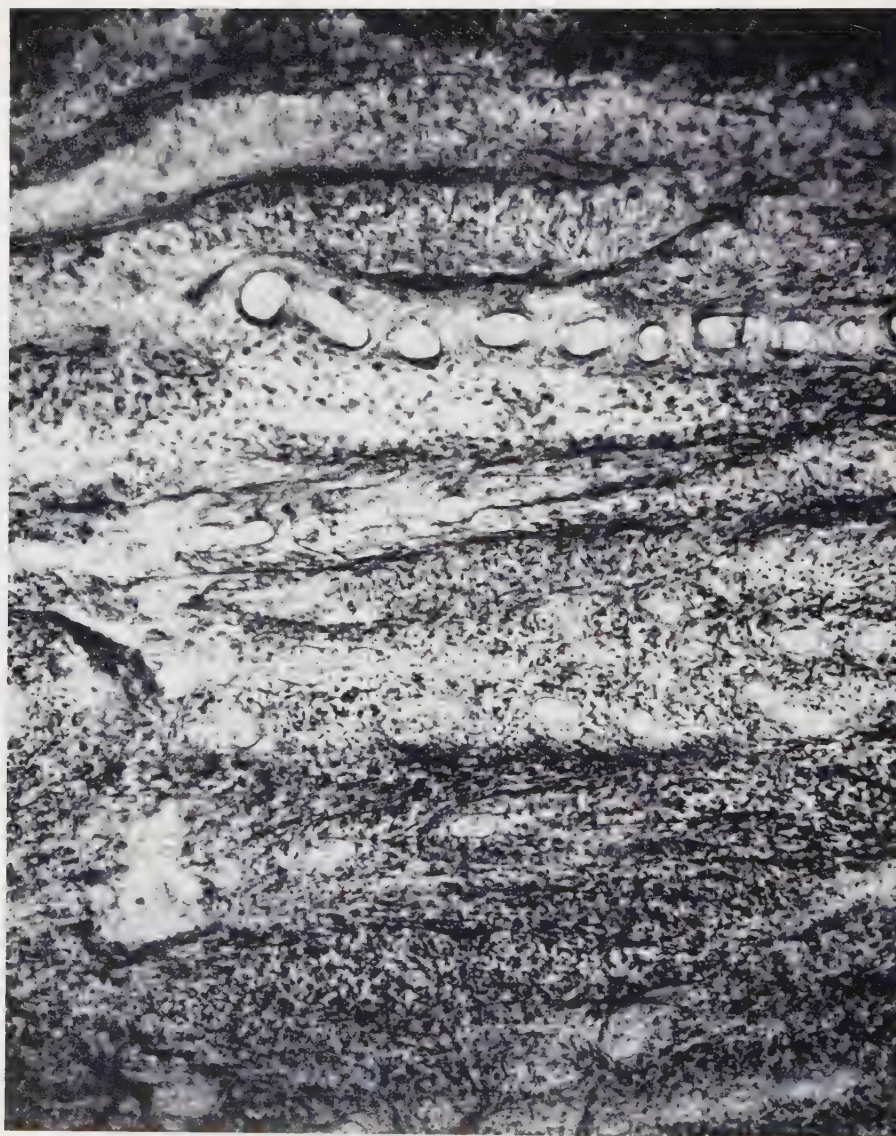


Fig. 68
Acipenser sturio L. Normale Schwanzschuppen (Schliff parallel zur Oberfläche). 20 × nat. Gr.

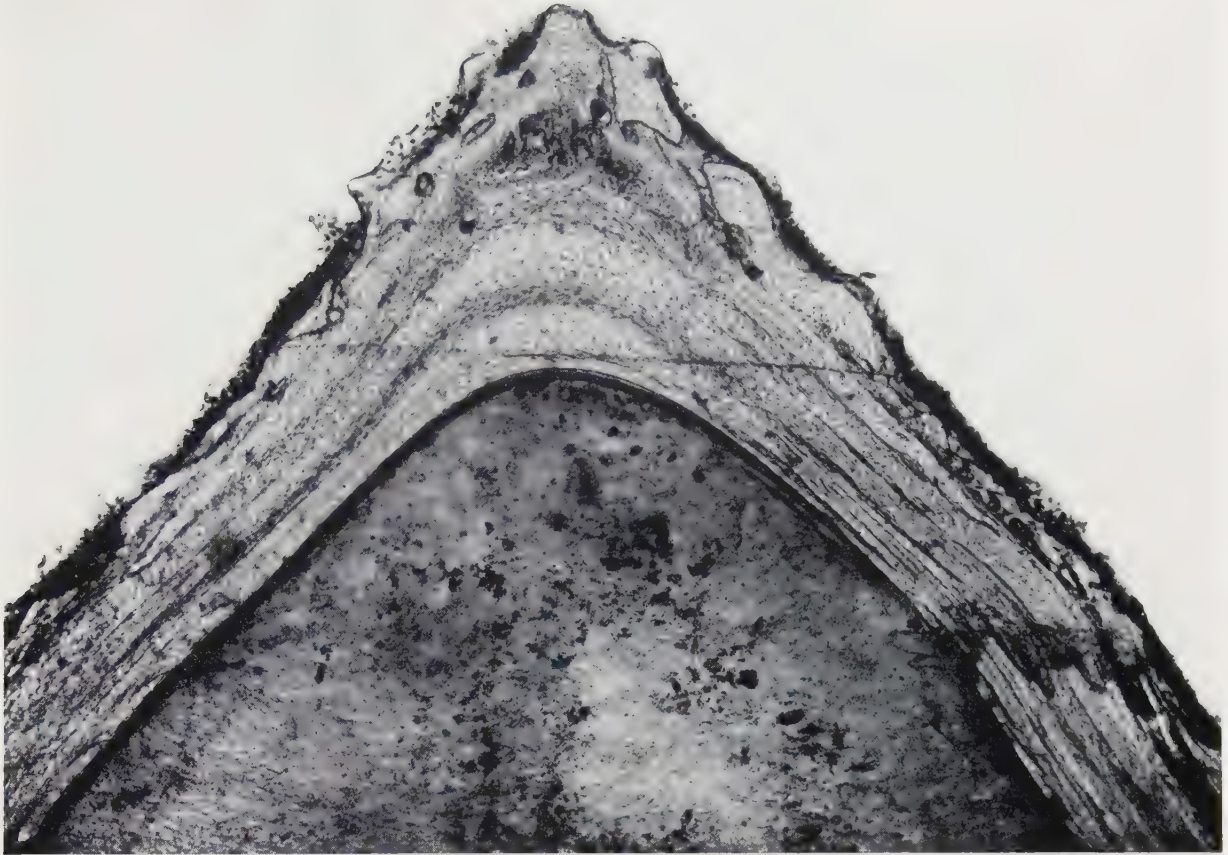


Fig. 69 *Acipenser sturio* L. Grosses Schuppenschild (Querschliff). $20\times$ nat. Gr.

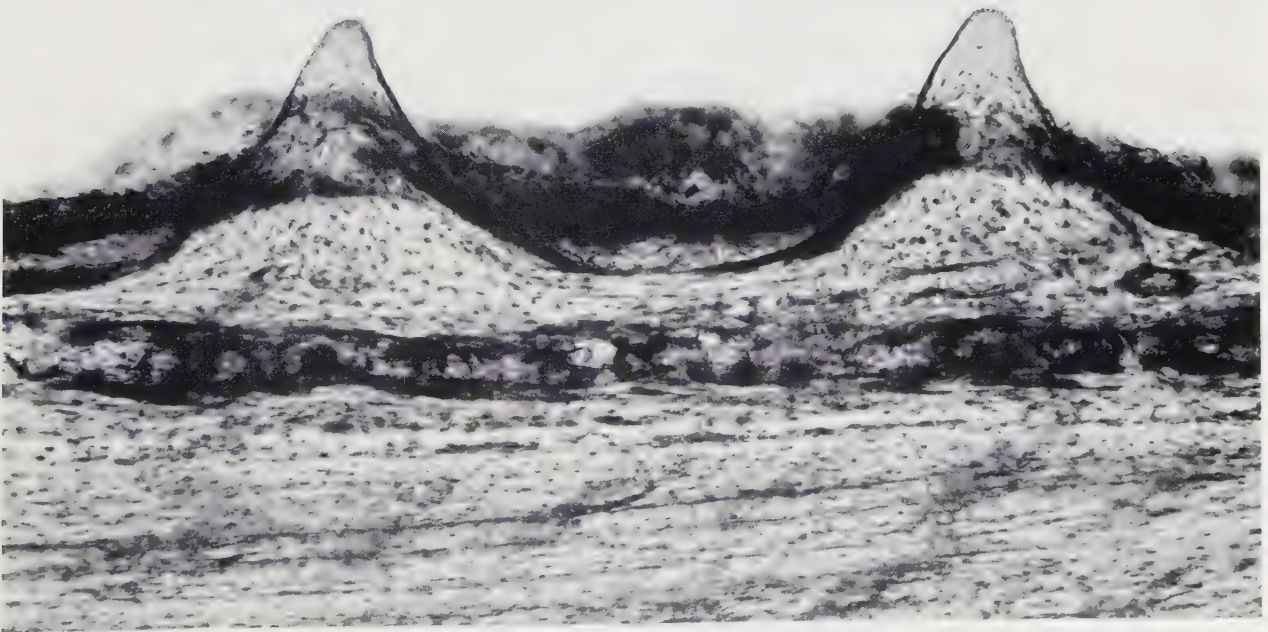


Fig. 70 *Acipenser sturio* L. Stacheln des grossen Schuppenschildes (Querschliff). $72\times$ nat. Gr.

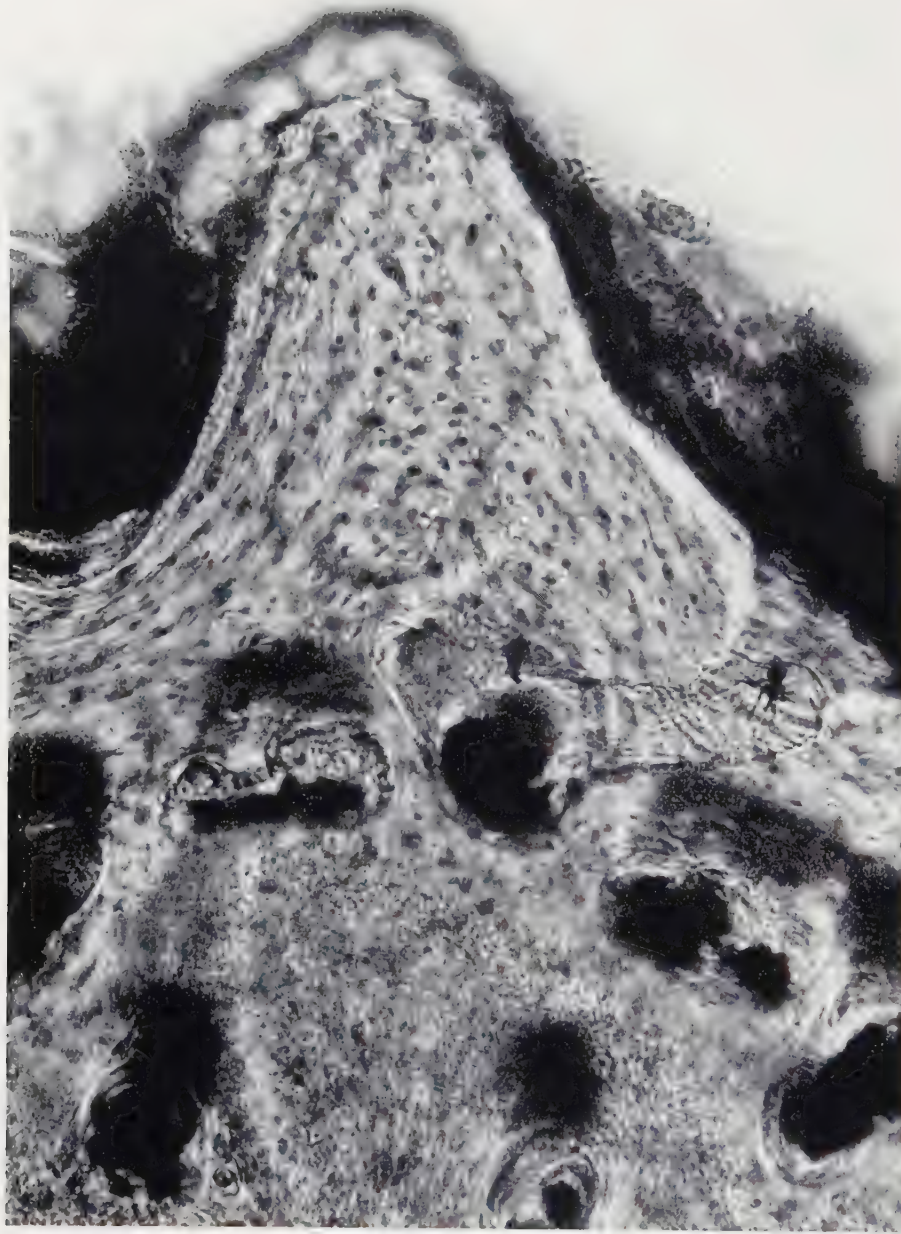


Fig. 71

Acipenser sturio L. Stachel des grossen Schuppenschildes (Querschliff). 128 × nat. Gr.

Ähnliche Reduktionserscheinungen spielten sich auch in der Entwicklungslinie Palaeonisciden-*Birgeria*-Störe ab. Fehlen doch der *Birgeria*-Schuppe die Ganoin- und Dentinschicht sowie die Williamsonschen Kanäle. Es sind also reine, aus konzentrischen Lamellen aufgebaute Knochenplatten, die neben Sharpeyschen Fasern Knochenzellen in regelmässiger Anordnung aufweisen. Dagegen haben die Schuppen die Dicke des Knochens sowie ihre typische rhombische Gestalt beibehalten. Die Rhomben sind allerdings stark ausgezogen und schmal. Kleine Leisten und Rillen erinnern noch an ein stark strukturiertes Ganoin, das offenbar den Schuppen der *Birgeria*-Vorfahren zukam. Die Grube-Dorn-Gelenkung fehlt.

Ganz ähnlich wie die *Birgeria*-Schuppe verhält sich die Schuppe der Störe (*Acipenser*). Es sind dies Knochenplatten, aus konzentrischen Lamellen aufgebaut, die Kno-

chenzellen in regelmässiger Anordnung enthalten. Grössere Schuppen können auch Kanäle enthalten. Im Gegensatz zu *Birgeria* besitzt die Stör-Schuppe in der Mitte ihrer Oberfläche einen Stachelkamm, der durch seinen azellulären Überzug eine besondere Härte erhält. Nach M. RAUTHER (1940) und A. N. SEWERTZOFF (1926, 1931) sind die grossen Schuppenschilder auf eine normale, langgestreckte, rhombische Schuppe zurückzuführen. *Polyodon* fehlen diese Schuppenschilder. Sein Rumpf ist von mikroskopisch kleinen Schüppchen bedeckt, und nur an der Schwanzregion treten grössere Schuppen von Gestalt und Anordnung wie bei *Birgeria* hervor. In dieser Hinsicht steht *Polyodon* *Birgeria* näher als *Acipenser*.

Im folgenden sind diese Ausführungen nochmals kurz tabellarisch zusammengefasst. Die obere Zusammenstellung zeigt Spezialisierungen bei *Birgeria* einerseits und

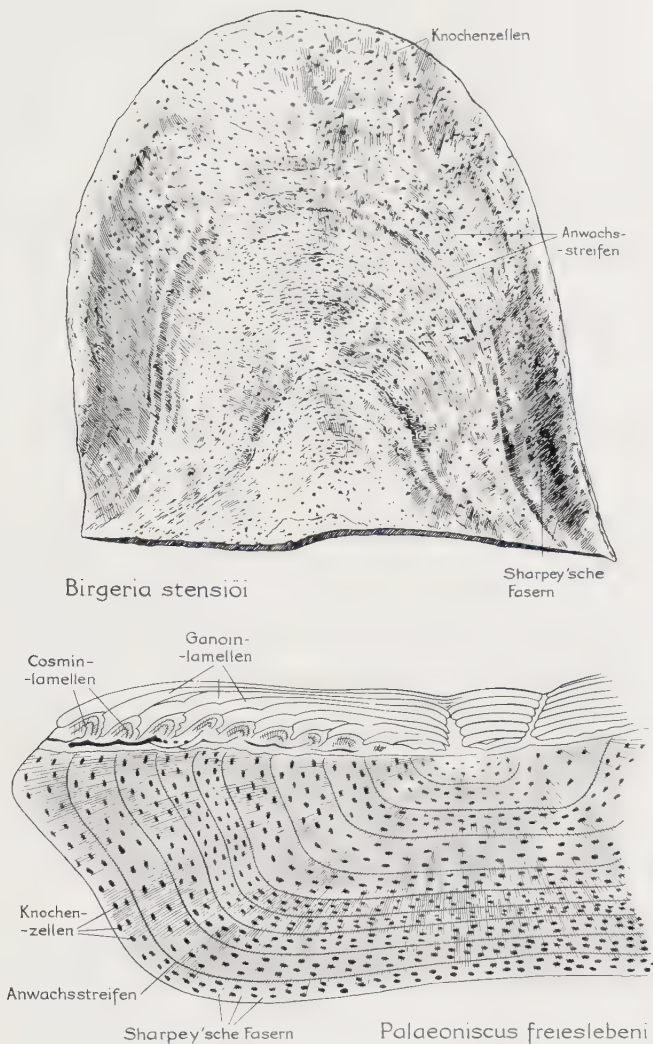


Fig. 72
Schuppe von *Palaeoniscus freieslebeni* BL. (nach H. ALDINGER, 1937, und W. GROSS, 1966) und Fulcralschuppe von *B. stensiöi* ALDINGER (Exemplar von Val Porina).

Acipenser andererseits. Unten ist die schrittweise Reduktion der Hartsubstanzen und allmähliche Veränderung an der Knochensubstanz der Schuppe gezeigt.

	<i>Birgeria</i>	<i>Polyodon</i>	<i>Acipenser</i>
Grosse Schuppenschilder	—	—	+
Fulcren, Schwanzschuppen	+	+	+
Kleine Körperschuppen	—	+	+
Kanäle	— (?)	?	+
Knochenzellen	+	+	+

	<i>Orviciuina</i>	<i>Palaeoniscus</i>	<i>Holo-stei</i>	<i>Birge-ria</i>	<i>Acipen-ser</i>	<i>Tele-ostei</i>
Dentin (Cosmin)	+	+	—	—	—	—
Ganoin	+	+	+	—	—	—
Knochenzellen	+	+	+	+	+	—
Kanäle	+	+	+	— (?)	+	—
Grube-Dorn-Gelenkung	—	+	+	—	—	(—)

Tabelle 3

Messwerte am postcranialen Skelett

		grösste Länge mm	grösste Breite mm
<i>Axialskelett</i>			
Basidorsalia	cranial	23	8
		36	8
		45	6
		52	7
	caudal	70	6
Supraneuralia	cranial	38	1,5
		40	2
Basiventralia	caudal	49	3
	cranial	11	5,5
		17	9
		32	9
		86	6
		75	4
caudal	63	5	
	Ventrale arcuale Ossifikation mit Hypuralfortsatz	35	8
<i>Schultergürtel und Brustflossen</i>			
Linkes Posttemporale		70	17
Rechtes Posttemporale		70	17
Rechtes Supracleithrum		70	12
Cleithrum		90	35
Scapularplatte		24	17
Suprascapulare		18	10
Coracoid		16	?
Metapterygium		10	6
Mesopterygium		16	9
Mittlere, radiale Ossifikationen der Brustflosse		22	4
		17	4
Lepidotrichia-Segmente der Brustflosse		4	1
		2	0,8
<i>Bauchflosse</i>			
Pelvisplatte	cranial	39	24
		11	7
		11	(3)
		11	(3)
		12	(3)
		12	(5)
		12	(4)
	Radiale Ossifikationen		13
		13	8
		14	8
		12	6
		9	9
		16	8
caudal	10	6	
	Lepidotrichia		
äusserer Flossenstrahl		23	0,8
innerer Flossenstrahl		80	0,5
Lepidotrichia-Segmente		20	2
		4	2
		3	(1,2)

Tabelle 3 Fortsetzung

		grösste Länge mm	grösste Breite mm			grösste Länge mm	grösste Breite mm
<i>Anal-flosse</i>				<i>Caudalflosse</i>			
Axonoste	cranial	73	6	Lepidotrichia-Segmente	3	1	
		83	5		8	1,5	
		53	3		10	1,5	
	caudal	42	4	Schuppen	16	2	
		25	3		21	2	
Axonost-Platte	caudal	17	5	Fulcralschuppen	35	4	
		15	9		29	6	
		27	11				
Baseoste	cranial	12	7	<i>Ganze Flossen</i>			
		12	5				
		10	5				
<i>Dorsalflosse</i>	caudal	5	4	Caudalflosse: Ventrallappen Dorsallappen	155	60	
					160	65	
Axonost		58	5,8				
Axonost-Platte	cranial	30	15				
		31	5	Dorsalflosse	grösste Höhe	grösste Länge	
		25	4		95	(90)	
		26	4		94	75	
		22	3		78	70	
Baseoste	caudal	18	5		275	185	
		17	5				
		10	2				

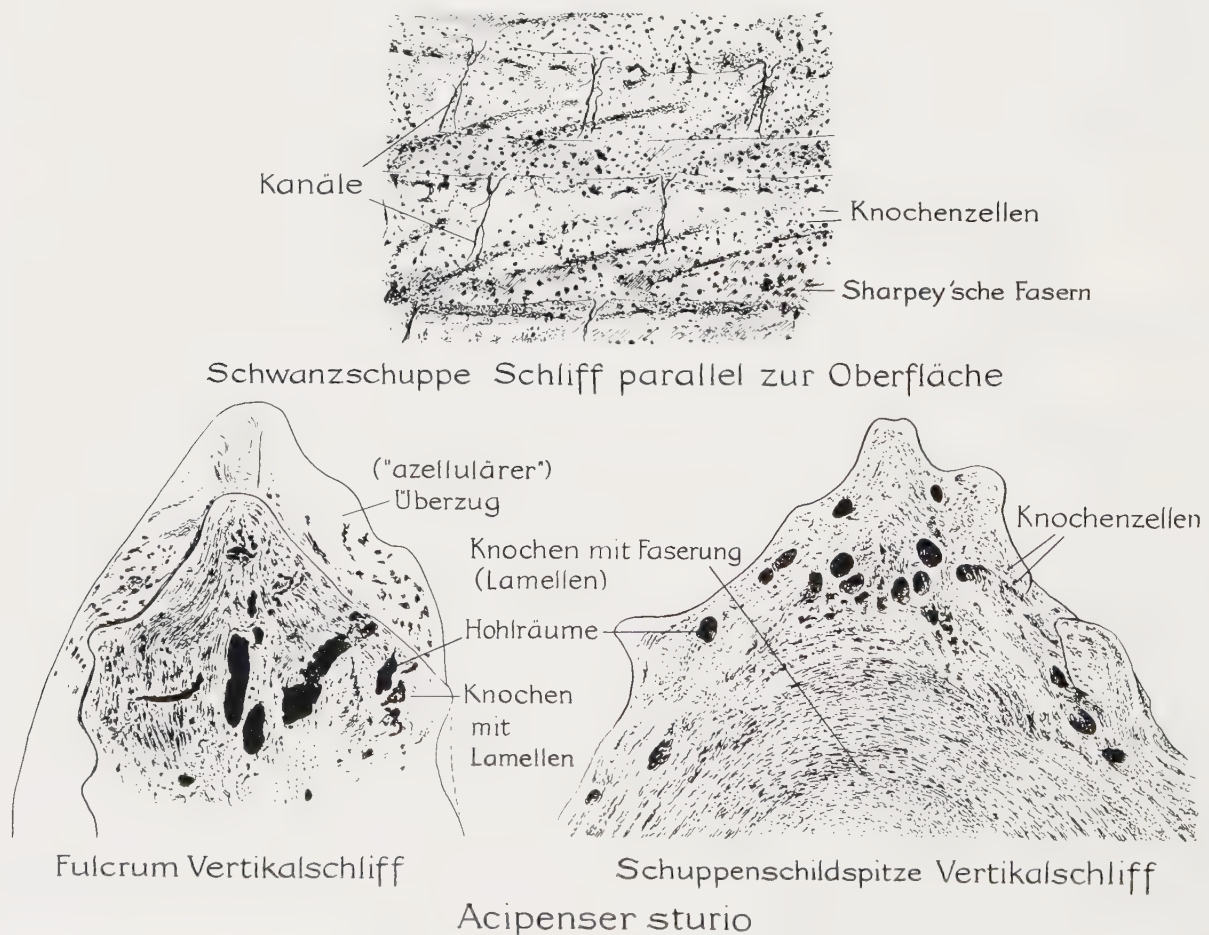


Fig. 73
Acipenser sturio L. Normale Schwanzschuppe, Fulcralschuppe und Schuppenschild.

Tabelle 4

Zahl der Flossen-Elemente verschiedener *Birgeria*-Arten

	<i>B. groen-</i> <i>landica</i>	<i>B. niel-</i> <i>seni</i>	<i>B. sp.</i> Mada- gaskar	<i>B. mou-</i> <i>geoti</i>	<i>Birgeria</i> , Exemplar von Val Porina
<i>Brustflosse</i>					
Radiale					
Ossifikationen	10	13	?	?	(11)
Lepidotrichia	40	50	?	?	(44) (40)
<i>Bauchflosse</i>					
Radiale					
Ossifikationen	13	—	—	16–17	13
Lepidotrichia	50	—	—	50 (–60)	50–60
<i>Dorsalflosse</i>					
Axonoste	13–15	—	15	—	3
Baseoste	30	—	29	—	24
Lepidotrichia	53–57	—	?	—	55–60
Distale					
Ossifikationen	3–4	—	?	—	3–4
<i>Anal-flosse</i>					
Axonoste	22	—	23	22–25	24
Baseoste	10	—	—	—	6–8
Lepidotrichia	60	—	?	55–60	53
<i>Caudalflosse</i>					
Fulcra	14	—	—	—	14
Lepidotrichia	65	—	—	—	37

Tabelle 5

Grössenverhältnisse:

B. groenlandica (E. NIELSEN, 1949)

1. Grössenklasse: Totale Länge zwischen 9 und 21 cm
Mittelwert: 15 cm
2. Grössenklasse: Totale Länge zwischen 50 und 80 cm
Mittelwert: 60 cm

Im Grössenbereich zwischen 21 und 50 cm sind keine Individuen vertreten.

Messwerte eines rekonstruierten Exemplars:

Totale Länge: 17,8 cm Totale Länge des Schädels: 3,8 cm
Grösste Höhe: 3,2 cm Totale Höhe des Schädels: 2,4 cm
Höhe der Schwanzflosse: 3,6 cm
Länge der Schwanzflosse: 4,0 cm

B. mougeoti aus Spitzbergen (E. STENSIÖ, 1921, p. 151)

Grösste Körperhöhe (zwischen Dorsalis und Anals gemessen): 25 cm
Höhe der Schwanzflosse: 40 cm
Totale Körperlänge: 100–200 cm

B. nielseni aus Madagaskar (J. P. LEHMAN, 1952)

Länge: Schädel und Brustflosse: 10,5 cm
Länge: Schädeldach: 7,5 cm

Exemplar von Val Porina

Totale Länge: 111 cm Länge der Caudalflosse: 21 cm
Maximale Höhe: 21 cm Höhe der Caudalflosse: 27 cm
Grösste Länge des Schädels: 21 cm
Grösste Höhe des Schädels: 14 cm

Länge	Mandibel cm	Maxillare cm	Körper cm
<i>B. groenlandica</i>	ca. 8	ca. 7–8	9–21/50–80
<i>B. mougeoti</i>	15	—	100–200
<i>B. stensiöi</i>	14	—	100 im Maximum
Exemplar von Val Porina	20,5	17,5	111
<i>B. acuminata</i>	—	ca. 17	—
<i>B. sp. Madagaskar</i>	—	—	32/100

Nach E. STENSIÖ (1921, 1932), E. NIELSEN (1949), H. ALDINGER (1931), A. BONI (1937), S. GUFFROY (1956).

Allgemeiner Teil

1. Systematik und Evolution der Gattung *Birgeria*

E. STENSIÖ (1919) erkannte, als er ein Maxillare von «*Saurichthys mougeoti* AGASSIZ» untersuchte, dass man diesen Knochen und damit die Zähne nicht dem Genus *Saurichthys* zuweisen darf. Das Maxillare zeigt einen Umriss, wie er schon lange von Palaeonisciden bekannt war. Das veranlasste E. STENSIÖ, eine neue Gattung *Birgeria* zu begründen, die er der Familie der Palaeonisciden zuwies. In einer folgenden Arbeit (1921, pp. 238–242) über Fische aus der Eotrias von Spitzbergen verglich er *Birgeria* mit anderen Palaeonisciden. Er konnte zeigen, dass *Birgeria* innerhalb der Palaeonisciden eine Sonderstellung zukommt. Im Bau des Neurocraniums und des Parasphenoides hebt sie sich von den anderen Palaeonisciden ab.

D. M. S. WATSON (1925) wies auf die nähere Verwandtschaft von *Birgeria* mit den Stören (Chondrosteidae, Acipenseridae, Polyodontidae) hin. Andererseits steht *Birgeria* wieder *Coccocephalus* und damit den Palaeonisciden besonders nahe (*Coccocephalus* vermittelt gewissermassen zwischen diesen beiden Gruppen). E. STENSIÖ (1932) teilte die Division der Chondrostei in sechs Gruppen A–F auf, wobei unter A die Palaeonisciden vereinigt sind. Auch hier wird *Birgeria* unter den Palaeonisciden aufgeführt. In einer Fussnote (p. 97) betonte E. STENSIÖ, dass die Gattungen *Cheirolepis*, *Coccocephalus*, *Dicellogyge* und *Birgeria* besondere Familien vertreten.

H. ALDINGER (1937) versuchte, die Palaeonisciden zu gliedern. Auf Grund der Schuppenstruktur schied er eine grosse Anzahl von Palaeonisciden-Genera in kleinere Familien aus, die er als Unterordnung der Palaeonisciformes zusammenfasste. In seiner Einteilung tritt zum ersten Male die Familie der Birgeriidae auf, die er mit den Polyodontidae, Chondrosteidae und Acipenseridae als Unterordnung der Chondrosteiformes in die Ordnung der Sturiomorpha stellte.

L. S. BERG (1940, 1958) wich in seiner Systematik von der Grosseinteilung Chondrostei–Holostei–Teleostei ab und teilte die Actinopterygier in einzelne Familien auf. Seine Familie der Birgeriidae stellt er in die Ordnung der Palaeonisciformes.

Die hauptsächlichlichen Unterschiede zwischen den Birgeriidae und den übrigen Familien der Palaeoniscidae liegen in der Struktur des Neurocraniums, in der Entwicklung und Anordnung der Knochen des dermalen Schädeldaches, dem Opercularsystem, der Ausbildung des Parasphenoides und der Rostralia, des Praemaxillare und der Suborbitalia. Das Neurocranium, einzelne Aspekte des Opercularapparates und des Parasphenoides weisen auf eine nähere Verwandtschaft zu *Polyodon* und *Chondrosteus/Acipenser* hin¹¹). Einzelne Dermalknochen von *Birgeria* zeigen dagegen unmissverständliche Palaeoniscidenzüge, zum Beispiel das Maxillare, das Praeoperculum, die Dermalknochen des Palatoquadratum und der Mandibel. Birgeriidae und die Palaeonisciden müssen deshalb nahe miteinander verwandt sein. Wenn wir das Schädeldach betrachten, so erscheint *Coccocephalus* eine Art Übergang zwischen Palaeonisciden und Birgeriidae zu bilden (nach D. M. S. WATSON, 1925; E. STENSIÖ, 1932; H. ALDINGER, 1937; E. NIELSEN, 1949).

Zusammengefasst ergibt sich folgende systematische Stellung der Gattung *Birgeria*:

Klasse: Teleostomi
 Unterklasse: Actinopterygii
 Überordnung: Chondrostei
 Ordnung: Palaeonisciformes
 Familie: Birgeriidae ALDINGER, 1937; BERG, 1940;
 NIELSEN, 1949; LEHMAN, 1966;
 KAZANTSEVA und OBRUCHEV, 1967.

Durch ihre Untersuchungen an *B. groenlandica* und *B. nielseni* konnten E. NIELSEN (1949) und J. P. LEHMAN (1966) die Diagnose von der Familie der Birgeriidae von L. S. BERG (1940) ergänzen.

Auf Grund der Ergebnisse der zitierten Autoren und der Untersuchung des Exemplars von Val Porina lässt sich folgende Diagnose der Familie Birgeriidae aufstellen:

«Grosse Fische, bis zu 2 m lang. Körper fast nackt; Schuppen befinden sich nur auf der dorsalen Hälfte der Schwanzflosse und reichen bis fast zur Region der Dorsalflosse. Sie ordnen sich in Reihen der Hauptseitenlinie entlang an. Wie bei den Palaeonisciden sind zwei Nasenöffnungen auf jeder Seite: eine vor und eine hinter dem Postrostrale. Das Sinneskanalsystem unterscheidet sich von dem der Palaeonisciden in folgenden Belangen: Der supraorbitale Sinneskanal endet blind im Rostropraemaxillare, ohne sich mit der ethmoidalen Kommissur des infraorbitalen Sinneskanals zu verbinden. Der dorsale Abschnitt des praeopercularen Sinneskanals erstreckt sich vom Ausstrahlungszentrum des Praeoperculum annähernd nach vorne gegen den mehr dorsalen Teil des postorbitalen, vertikalen Abschnittes des infraorbitalen Sinneskanals. Sehr grosses, unpaares Rostropraemaxillare. Parietalia (eines oder zwei auf jeder Seite) werden durch die Frontalia getrennt. Ein oder zwei Extrascapulare (-ia) auf jeder Seite. Selbständiges Supratemporale. Das Intertemporale ist mit dem Dermosphenoticum und mit einer Anzahl freier Supraorbitalia verschmolzen. Grössere oder kleinere

Anzahl von Supraorbitalia. Neurocranium nicht in einem einzigen Block, sondern in einzelnen Teilen verknöchert (ein unpaares Occipitale, ein paariges Prootico-opisthoticum, ein paariges Autosphenoticum, ein unpaares Sphenoid und ein paariges Ethmoid). Hinteres Myodome kleiner als bei den Palaeoniscidae. Parasphenoid stark entwickelt, erstreckt sich unterhalb des ganzen Neurocraniums nach hinten, mit einem Paar starker Processus ascendentes versehen. Maul grösser als bei den Palaeoniscidae. Suspensorium sehr schief. Kieferzähne in einer labialen und einer lingualen Reihe angeordnet. Labialzähne klein, Lingualzähne gross. Operculum klein, Suboperculum zerschlitzt (stärker zerschlitzt als bei *Polyodon*). Spiraculum vorhanden. Zahlreiche Branchiostegalreihen. Endoskelett des Schultergürtels bestehend aus durch Knorpel vereinigten Knochenplatten. Flossenstrahlen gegliedert, ohne Ganoin, Bauchflosse gross mit etwa 50 Lepidotrichia. Dorsal- und Analflosse sitzen weit hinten. Die Dorsalflosse liegt etwas vor der Analflosse. Beide sind gross und weisen mehr als 50 Lepidotrichia auf. Fulcrum an der Körperachse der Caudalflosse, an der Anal- und der Dorsalflosse. Endoskelett der Dorsalflosse enthält drei Serien von Verknöcherungen: Axonoste, Baseoste und distale Ossifikationen. Das Endoskelett der Analflosse enthält zwei Serien von radialen Ossifikationen, wahrscheinlich eine Axonost- und eine Baseostserie. Die Baseoste sind sehr kurz und liegen der Flossenbasis am hinteren Drittel an. Hintere Elemente der Axonostserie des Endoskelettes der Dorsal- und Analflosse zu einer ziemlich ausgedehnten Axonostplatte verschmolzen. Chorda persistierend. Axialskelett mit verknöcherten dorsalen und ventralen Arcualia, in der abdominalen Region überdies mit Supraneuralia, in den Abschnitten der caudalen Region wahrscheinlich mit unabhängigen Infrahaemalia. Skelett der Bauchflosse besteht aus einer Pelvisplatte und einer oder zwei Reihen radialer Ossifikationen.»

Da die Familie der Birgeriidae nur die Gattung *Birgeria* enthält, gilt die Diagnose für die Familie der Birgeriidae auch für die Gattung *Birgeria*.

Gattung *Birgeria* STENSIÖ, 1919

Das in dieser Arbeit beschriebene Exemplar von Val Porina gehört zur Art *B. stensiöi*.

Reste einer *Birgeria*, die aus dem Grenzbitumenhorizont der Trias vom Monte San Giorgio stammt, hat H. ALDINGER (1931) als *B. stensiöi* nov. spec. beschrieben. Es lagen ihm Reste des Visceralskelettes (Maxillare, Unterkiefer, Ento- und Ectopterygoid), Elemente des Kiemenskelettes (Ceratobranchiale, Ceratohyale, Branchiostegalreihen) sowie ein fragliches Parietale (Frontale?), Suprascapulare und Vomer zur Verfügung.

Diese Elemente, vor allem das Maxillare mit Bezeichnung, stimmen so gut mit dem vorliegenden Exemplar überein, dass es zur gleichen Art – *Birgeria stensiöi* ALDINGER – gestellt werden muss.

Art: *Birgeria stensiöi* ALDINGER, 1931.

Lectotypus: Reste des Visceralskelettes. Geologisch-Paläontologisches Institut Heidelberg.

Locus typicus: Schiefergrube der Alpe Serpiano am Monte San Giorgio, Kanton Tessin, Schweiz.

Stratum typicum: Grenzbitumenhorizont (Anis/Ladin).

¹¹) Diese unterschiedlichen Merkmale veranlassten D. HEYLER (1969, p. 214), eine Ordnung der Birgeriformes zu begründen.

Diagnose: Maxillare mit hohem hinterem Abschnitt, dessen Dorsalrand etwas schräg nach vorne abfällt und leicht eingebuchtet ist. Der Übergang vom hinteren hohen zum vorderen niederen Abschnitt am Dorsalrand ist durch eine tiefe Einbuchtung gegeben. Caudales Ende des Ventralrandes schwach ausgebuchtet. Vertikalstreifen der Durodentinkappe deutlich ausgebildet (Fig. 32).

Beschreibung: H. ALDINGER (1931), pp. 167–180. (N. Jb. f. Mineral. usw., Beil. 66, Abt. B).

Exemplar von Val Porina. Ganzer, vollständig erhaltener Fisch (Grabung Val Porina, 1934). Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zürich.

Locus: Grabungsstelle in der Val Porina (verlassener Tagbau der S. A. Miniere Scisti Bituminosi di Meride e Besano) am Monte San Giorgio, Kanton Tessin, Schweiz.

Stratum: Schichten des Grenzbitumenhorizontes (Anis/Ladin).

Diagnose (ergänzt): Schädel relativ hoch, höher und kürzer als bei *B. groenlandica* STENSIÖ. Relativ breites, kurzes Schädeldach, Orbitaraum eher klein und wie bei «*B. mougeoti* (AGASSIZ)» (Spitzbergen) weit vorn liegend. Supratemporale vorn grösser, mit deutlicher Einbuchtung am Aussenrand. Auf jeder Seite nur ein Parietale, nicht weit in den Bereich des Frontale reichend, dagegen sich weit caudalwärts erstreckend. Das Supra-orbito-dermosphenotico-intertemporale ist mässig lang, breit, Ausbuchtung am Aussenrand schwächer als am

Innenrand. Supraspiracularplatte von sanduhrförmigem Umriss. Frontale breit und relativ kurz. Mediansagittale Naht mit mehr oder weniger geradem Verlauf. Postrostrale gegen hinten zugespitzt. Nasale elliptisch oder eiförmig, verschmälert sich leicht gegen vorn. Extrascapularia gerade gestreckt wie bei «*B. mougeoti* (AGASSIZ)» (Spitzbergen). Posttemporale gestreckt und gegen vorn spitz ausgezogen. Breites Parasphenoid mit langem hinteren Schenkel, Processus ascendens in der Mitte der Längserstreckung des Parasphenoides. Maxillare: hinterer Abschnitt höher als bei «*B. mougeoti* (AGASSIZ)» (Spitzbergen), Dorsalrand des postorbitalen Teils fällt leicht schräg nach vorn ab und ist etwas eingebuchtet, der Übergang vom hinteren Abschnitt zum vorderen Teil am Dorsalrand mit tiefer Einbuchtung, caudales Ende des Ventralrandes schwach ausgebuchtet. Unterkiefer hoch, relativ kurz, kräftig, massiv, mit stumpfem abgebogenem Vorderende, Hinterende am Angulare leicht vorspringend. Linguale Zähne grösser und weniger zahlreich als bei *B. groenlandica* STENSIÖ und kleiner als bei *B. acuminata* (AGASSIZ), relativ breit und etwas niedriger als bei *B. groenlandica* STENSIÖ. Durodentinkappe mit mehr oder weniger parallel verlaufenden, oft welligen Rippen. Hyomandibulare mässig geknickt, Praeoperculum schwach geknickt, Vorderschenkel lang. Operculum von der Form eines spitz ausgezogenen, etwa rechtwinkligen Dreiecks mit kurzem hinterem Abschnitt. Supracleithrum lang und schmal mit S-Krümmung. Runde Scapularplatte, etwas niedriger als bei *B. nielseni* LEHMAN. Suprascapulare und Mesocoracoid halbmondförmig. Coracoid. Brustflosse relativ lang und schmal. Radiale Ossifikationen enthalten dorsal eine halbmondförmige Platte, dann folgen ventralwärts eingeschnürte Längsknochen, ein breites eingeschnürtes Element schliesst diesen Knochenkranz gegen unten ab. Radiale Ossifikationen der Bauchflosse: 13 schmale Rechtecke oder Keile. Axonostplatten der Anal- und Dorsalflosse: ein langer, in der Mitte seiner Längserstreckung verbreiteter Keil, durch eine mediane Naht in zwei gleich grosse Teile aufgegliedert. Nur drei Axonoste an der Dorsalflosse. Übergang von den grossen zu den kleinen Axonosten an der Analflosse sprunghaft. Anal- und Dorsalflosse liegen etwas weiter vorne als bei *B. groenlandica* STENSIÖ. Caudalflosse besonders hoch und kurz, Lappen schmal und spitz auslaufend, 14 Fulcralschuppen. Beschuppung des Dorsallappens an der Caudalis reicht weiter ventral als bei *B. groenlandica* STENSIÖ und bedeckt teilweise die ventralen arcualen Ossifikationen sowie die Hypuralfortsätze. Körperform kürzer, gedrungener und höher als bei *B. groenlandica* STENSIÖ. Fulcren auch an der Analis vorhanden.

Auf Grund der unterschiedlichen Form des Maxillare innerhalb der Art. *B. mougeoti* (AGASSIZ) können zwei Formen auseinandergehalten werden:

1. Form: *B. mougeoti* (AGASSIZ) aus dem germanischen Muschelkalk (mittlere Trias).
2. Form: *B. mougeoti* (AGASSIZ) aus der oberen Eotrias Spitzbergens.



Fig. 74
Birgeria stensioi ALDINGER. Mittlere Trias, Grenzbitumenzone, Alpe Serpiano bei Mendrisio. Etwa $\frac{1}{2}$ nat. Gr. (nach H. ALDINGER, 1931).

Die unterschiedliche Form des Maxillare deutet auf zwei verschiedene Arten hin. Die erste Form hat die Bezeichnung *B. mougeoti* (AGASSIZ) zu behalten, während die zweite Form als *B. aldingeri* n. sp. bezeichnet werden soll.

Art: *Birgeria mougeoti* (AGASSIZ, 1844)

Holotypus: *B. mougeoti* (AGASSIZ). Maxillare mit Zähnen. Oberer Muschelkalk, Bayreuth, Senckenberg Museum Frankfurt a. M.

Locus typicus: Bayreuth.

Stratum typicum: Oberer Muschelkalk.

Diagnose: Postorbitaler Abschnitt am Maxillare hoch und lang. Dorsalrand ganz leicht nach vorn abfallend und eingebuchtet. Vorderer Teil (suborbitaler Abschnitt) sehr kurz. Linguale Zähne sehr gross, ohne Vertikalstreifung an der Durodentinkappe.

Beschreibung: E. STENSIÖ (1919). *Senckenbergiana* 1, 6, pp. 177–181. Frankfurt a. M.

Art: *Birgeria aldingeri* n. sp.

Holotypus: Paläontologisches Institut Uppsala.

Als Holotypus bezeichne ich das dermale Schädeldach, welches E. STENSIÖ (1932, pp. 99–103, Fig. 37, 38) als «*B. mougeoti* (AGASSIZ) beschreibt.

Locus typicus: Spitzbergen.

Stratum typicum: Obere Eotrias «Fish Horizon».

Derivatio nominis: Zu Ehren von H. ALDINGER, dem grosse Verdienste in der Erforschung der Ganoidfische, insbesondere der Palaeonisciformes und deren Systematik zukommen.

Diagnose: Postorbitaler Abschnitt am Maxillare lang und niedrig, ähnlich *B. groenlandica* STENSIÖ, mit abfallendem Dorsalrand, vorderer (suborbitaler) Abschnitt lang. Linguale Zähne klein mit stark skulptierter Durodentinkappe. Neurocranium gut verknöchert. Derales Schädeldach relativ breit und kurz. Orbita-raum gleich wie bei *B. stensiöi* ALDINGER, liegt etwas weiter hinten als bei *B. groenlandica* STENSIÖ. Viele Supraorbitalia; Parietale reicht nicht so weit in den Bereich des Frontale hinein, erstreckt sich dagegen weiter caudalwärts und ist im Vergleich zu *B. groenlandica* STENSIÖ gross. Auf jeder Seite zwei Parietalia (ein grosses und ein kleines). Supraorbito-dermosphenotico-intertemporale mässig lang, äusserer und innerer Seitenrand ausgebuchtet. Supraspiracularplatte von sanduhrförmigem Umriss. Supratemporale vorn etwas breiter. Frontale breit und lang, mit gleichbleibender Breite, mediansagittale Naht in der Mitte leicht gewellt. Postrostrale gegen hinten stark zugespitzt, Nasale keilförmig, breit, hinten zugespitzt, Extrascapulare (zwei, beidseitig) mehr oder weniger gerade gestreckt.

Beschreibung: E. STENSIÖ, 1932, *Triassic fishes from East Greenland*, Medd. Grønland 83, 3, pp. 98–109, København.

Evolution der Gattung *Birgeria*

Typisch für *B. stensiöi* ALDINGER sind folgende Merkmale:

Schädel relativ hoch.

Parasphenoid breit (mit langem hinterem Schenkel und in der Mitte der Längserstreckung liegenden Seitenfortsätzen).

Extrem starkes Gebiss: Unterkiefer hoch und relativ kurz, massiv gebaut.

Maxillare mit hohem hinterem Abschnitt, dessen Dorsalrand cranialwärts etwas abfällt.

Zähne der lingualen Reihe ziemlich gross und weniger zahlreich als bei *B. groenlandica* STENSIÖ. Vertikalstreifung der Durodentinkappe deutlich entwickelt.

Orbitae, die im Vergleich zu *B. groenlandica* STENSIÖ weiter hinten liegen.

Operculum mit kurzem hinterem Abschnitt.

Supracleithrum lang und leicht S-förmig gebogen.

Bauchflossen: Die radialen Ossifikationen zeigen verschiedenartige Umrisse; sie sind in ihrer Form nicht einheitlich.

Axonostplatte der Anal- und der Dorsalflosse in Form eines Keiles mit einer Verbreiterung in der Mitte der Längserstreckung.

Brustflosse relativ lang und schmal.

Körper im Vergleich zu *B. groenlandica* höher und kürzer.

Anal- und Dorsalflosse im Vergleich zu *B. groenlandica* etwas weiter vorne.

Schwanzflosse hoch mit schmalen, spitz auslaufenden Fortsätzen.

In charakteristischen Merkmalen steht *B. stensiöi* *B. mougeoti* (AGASSIZ) (E. STENSIÖ, 1919, 1921) und *B. aldingeri* n. sp. am nächsten. Das zeigt sich in der Form des Maxillare mit hohem hinterem Abschnitt, in der Gestalt des Parasphenoides mit breiten, in der Mitte der Längserstreckung liegenden Seitenfortsätzen und damit längerem hinterem Abschnitt und an den Verhältnissen des dermalen Schädeldaches. Bei beiden Arten greift das Parietale wenig in den caudalen Bereich des Frontale vor und erstreckt sich weiter gegen hinten. Die Extrascapularia sind gestreckt (im Gegensatz zu *B. groenlandica* und *B. nielseni*, wo sie gebogen sind). Bei beiden Formen zeigt die Supraspiracularplatte einen sanduhrförmigen Umriss.

An *B. mougeoti* fallen zusätzliche Bauelemente am Axialskelett auf (Interventralia, Interdorsalia).

Andererseits zeigen *B. stensiöi* ALDINGER und *B. mougeoti* (AGASSIZ) Anklänge an *B. groenlandica* STENSIÖ, so in der Gestalt des Parasphenoides, Hyomandibulare, Praeoperculums, Operculums. Abgesehen von Differenzen in den radialen Ossifikationen der Bauchflosse, von Axonostplatten, Form und Anordnung der Flossen, zeigen sich ebenfalls Übereinstimmungen am postcranialen Skelett, so bei den Basidorsalia und Basiventralia, bei den Axonosten und Baseosten der Anals und der Dorsalis.

Am stärksten weichen *B. nielseni* LEHMAN (J. P. LEHMAN, 1952) und *B. acuminata* (AGASSIZ) (A. BONI, 1937) von *B. stensiöi* ALDINGER ab. Es ist von Interesse, dass *B. nielseni* LEHMAN als stratigraphisch jüngere Art gegenüber *B. groenlandica* STENSIÖ die ursprünglichsten Züge aufweist. Als primitiv bei *B. nielseni* LEHMAN sind zu werten: das relativ kurze Parasphenoid mit kurzem hinterem Abschnitt und damit weit hinten liegenden Seitenfortsätzen, die relativ grossen Parietalia, das breite Supracleithrum, der kurze, hohe hintere Abschnitt des Maxillare, der aus-

serordentlich gute Grad der Verknöcherung (zum Beispiel des Schultergürtels und der Brustflosse).

Am dermalen Schädeldach ergeben sich Beziehungen zu *B. groenlandica* STENSIÖ. Die Parietalia greifen weit in den Bereich der Frontalia vor und reichen wenig weit nach hinten, die Extrascapularia sind gebogen. Die Bezahnung (kleine, dafür zahlreiche linguale Zähne) sowie die Form des Praeoperculum, Operculum, Hyomandibulare stimmen mit den Verhältnissen von *B. groenlandica* STENSIÖ weitgehend überein. Als besonderes Merkmal gilt die grosse Orbitaeinbuchtung am dermalen Schädeldach und die kleinen, kurzen Supraorbito-dermosphenotico-intertemporalia und Supratemporalia. Auf Grund dieser ursprünglichen und

spezialisierten Züge sind die Beziehungen zwischen *B. groenlandica* STENSIÖ und *B. nielseni* LEHMAN nicht so eng wie zwischen *B. stensiöi* ALDINGER und *B. mougeoti* (AGASSIZ). (Von *B. nielseni* LEHMAN ist der grösste Teil des Schädels und der Schultergürtel mit Brustflosse sowie die vorderen Partien des Axialskelettes erhalten.)

Die stratigraphisch jüngste Form ist *B. acuminata* (AGASSIZ) aus dem Rhät, von welcher Schädelreste durch A. BONI (1937) bekannt wurden. In der Tat weist sie die progressivsten Züge auf, und zwar: Schädel hoch und kurz, Orbitae grösser und weiter hinten; langer, hoher postorbitaler Abschnitt am Maxillare; Zähne sehr hoch und gross, dolchförmig zugespitzt und weniger zahlreich.

Trends der Gattung *Birgeria*:

	Primitiv <i>B. groenlandica</i> STENSIÖ <i>B. nielseni</i> LEHMAN Formen der Untertrias	Abgeleitet <i>B. mougeoti</i> (AGASSIZ) <i>B. stensiöi</i> ALDINGER <i>B. acuminata</i> (AGASSIZ) Formen der Mittel- und Obertrias
<i>Neurocranium</i>	gut und vollständig verknöchert	zahlreiche Elemente knorpelig
otisch-occipitaler Teil	kurz	lang
<i>Parasphenoid</i>		
hinterer Abschnitt	kurz	lang
Seitenfortsätze	weiter hinten	in der Mitte der Längserstreckung
<i>Maxillare</i>		
postorbitaler Fortsatz	hoch-kurz, niedrig-länger, kleine Fläche	hoch-lang, grosse Fläche
<i>Unterkiefer</i>	lang, niedrig	kürzer, höher, massiver
<i>Gebiss</i>	schwach	kräftig
<i>Zähne (linguale)</i>	klein, zahlreich	grösser, weniger zahlreich
<i>Praeoperculum, Hyomandibulare</i>		
Knickung	stark	schwächer
<i>Orbitae</i>	klein, weiter vorn	weiter hinten, gross
<i>Schädel</i>	niedrig, lang	hoch, kurz
<i>Körperform</i>	niedrig, lang	höher, kürzer, gedrungener
<i>Körpergrösse</i>	klein	grösser
<i>Brustflosse</i>	kurz, breit	lang, schmal
<i>Anal- und Dorsalis (Lage)</i>	hinten, nahe der Caudalflosse	weiter vorn
<i>Caudalis</i>	niedrig	hoch
<i>Lappen der Caudalis</i>	breit, kurz, stumpf	schmal, lang, zugespitzt
Stratigraphische Verbreitung:		
<i>B. acuminata</i> (AGASSIZ)	Obere Trias, Rhät	Bergamasker Alpen
<i>B. mougeoti</i> (AGASSIZ)	Mittlere Trias	Germanischer Muschelkalk
<i>B. stensiöi</i> ALDINGER	Mittlere Trias	Tessin, Grenzbitumenhorizont, Monte San Giorgio (Anis/Ladin)
<i>B. aldingeri</i> n. sp.	Obere Eotrias	Spitzbergen
<i>B. nielseni</i> LEHMAN	Mittlere Eotrias	Madagaskar
<i>B. groenlandica</i> STENSIÖ	Untere Eotrias	Grönland

Wegen der unterschiedlichen Erhaltung der verschiedenen Arten können nicht in allen Fällen klare Verwandtschaftsverhältnisse ermittelt werden.

Die Entwicklung von *Birgeria* begann mit Formen, die *B. nielseni* LEHMAN ähnlich waren. Sie müssen an der Grenze Perm/Trias gelebt haben. Von einer solchen hypothetischen Ahnenform entstammt *B. nielseni* LEHMAN, die Züge ursprünglicher Palaeonisciden bewahrt hat (kurzer hinterer Schenkel am Parasphenoid; kurzer suborbitaler Abschnitt am Maxillare; relativ grosse Parietalia; breites Supracleithrum). An diesen ursprünglichen Typus schliesst sich *B. groenlandica* STENSIÖ an mit einem progressiveren Verhalten (hinterer Abschnitt am Parasphenoid länger, postorbitaler Abschnitt am Maxillare länger, kleines Parietale, schmäleres Supracleithrum). Aus *B. groenlandica* STENSIÖ ist *B. mougeoti* (AGASSIZ) hervorgegangen. Das Maxillare von *B. aldingeri* n. sp. erinnert noch deutlich an *B. groenlandica* STENSIÖ (es ist lang und niedrig), während das Schädeldach schon in Richtung der mitteltriadischen Formen ausgebildet ist und mit *B. stensiöi* ALDINGER nähere Beziehungen zeigt. An *B. aldingeri* n. sp. kann *B. stensiöi* ALDINGER angeschlossen werden. Schädelproportionen, Körperform sowie Position der Flossen haben sich verändert, während die Verhältnisse am Schädeldach noch einigermaßen mit *B. aldingeri* n. sp. übereinstimmen. Als eine Weiterentwicklung von *B. mougeoti* (AGASSIZ) aus dem Muschelkalk oder *B. stensiöi* ALDINGER betrachte ich *B. acuminata* (AGASSIZ), wo die Spezialisierung der Schädelproportionen und des Gebisses extreme Ausmasse erreichte.

Birgeria-Arten sind bis jetzt nur aus der Trias bekannt. Über ihre Vorfahren weiss man ausser der fraglichen Form *Coccocephalus* nichts. Da *B. nielseni* LEHMAN in der Form des dermalen Schädeldaches bereits Besonderheiten zeigt, kann sie nicht als ursprüngliche Form betrachtet werden. Während der ganzen phylogenetischen Entwicklung, die vor allem am Schädel zahlreiche Veränderungen herbeiführte, nahm auch die Körpergrösse zu; die Schwanzflosse veränderte ihre Form, Anal- und Dorsalflosse verschoben sich etwas nach vorne. Das ist, wie wir vermuten, offenbar eine Folge der Änderung in der Lebensweise (S. 86).

Grosse Bedeutung kommt dem ganz erhaltenen Skelett von *B. stensiöi* ALDINGER aus dem Tessin zu. Es ist dies die einzig vollständig überlieferte *Birgeria* der mittleren Trias. Sie vermittelt zwischen ursprünglichen Typen wie *B. nielseni* LEHMAN und *B. groenlandica* STENSIÖ einerseits und spezialisierten Endformen wie *B. acuminata* (AGASSIZ) andererseits.

Eine ganz ähnliche Rolle spielt *B. aldingeri* n. sp., die in zahlreichen Beziehungen (Schwanzflosse, Form der Maxille usw.) an die grönländische Art erinnert.

B. mougeoti (AGASSIZ), *B. aldingeri* n. sp. und *B. stensiöi* ALDINGER gehören in einen engeren Verwandtschaftskreis. Dasselbe gilt für *B. groenlandica* STENSIÖ und *B. nielseni* LEHMAN, während *B. acuminata* (AGASSIZ) als eine Weiterentwicklung der mitteltriadischen Formen (*B. aldingeri* n. sp., *B. stensiöi* ALDINGER, *B. mougeoti* (AGASSIZ) [?]) betrachtet werden kann.

Untere und mittlere Eotrias	Obere Eotrias mittlere Trias	Obere Trias, Rhät
1. Formenkreis ursprüngliche Formen	2. Formenkreis	3. Formenkreis spezialisierte Endform
<i>B. nielseni</i> LEHMAN <i>B. groenlandica</i> STENSIÖ	<i>B. stensiöi</i> ALDINGER <i>B. mougeoti</i> (AGASSIZ) <i>B. aldingeri</i> n. sp.	<i>B. acuminata</i> (AGASSIZ)

2. Verwandtschaftliche Beziehungen von *Birgeria* zu den Palaeonisciden und zum Formenkreis der Störartigen

Im Bau ihrer kräftigen Kiefer, in Ausbildung und Anordnung der Zähne sowie in der Form der Maxille, des Praeoperculums, Hyomandibulare und des Axialskeletts verrät *Birgeria* ihre engere Verwandtschaft mit den ursprünglichen Palaeonisciden. In der festen Verbindung des Maxillare mit dem Praeoperculum, dem schiefen Suspensorium und dem relativ kleinen Musculus adductor mandibulae hebt sich *Birgeria* eindeutig von den für die Trias typischen Subholostei ab. Daneben sind eine Reihe von Besonderheiten für *Birgeria* typisch:

- das Suboperculum, das sich aus einer Reihe von plattigen Knochenelementen zusammensetzt;
- die Form und Anordnung der Suborbitalia;
- die Gestaltung der Antorbitalserie;
- die Frontalia, welche die Parietalia in der Medianen voneinander trennen (dieses Verhalten zeigt sonst nur *Coccocephalus*);
- das Rostropraemaxillo-antorbitale, das bei *Birgeria* in Form eines unpaaren Rostropraemaxillare und zwei Antorbitalia entwickelt ist (E. NIELSEN, 1949; B. G. GARDINER, 1963);
- das unterschiedliche Verhalten der Sinneskanäle des Schädeldaches.

Neurocranium, Parasphenoid und Operculum, die fehlende Beschuppung am Rumpf sowie die vollständig reduzierte Ganoin- und Cosminschicht an Schuppen und Lepidotrichia sprechen für bei *Birgeria* eindeutig engere Beziehungen zum Formenkreis der Störe hin.

Folgende Merkmale des Schädels von *Birgeria* weisen auf die Störartigen:

- das kleine Operculum, das das ganze Neurocranium (und damit auch die occipitale Region) unterlagernde Parasphenoid mit einem Paar hinterer Processus ascendentes;

ferner zahlreiche Merkmale am Neurocranium (nach E. NIELSEN, 1949, pp. 206–209):

- Form der Occipitalregion;
- grosser postorbitaler Fortsatz;
- Position der Fossa bridgei;
- Fehlen eines Aortenkanals;
- das ganze Neurocranium besteht im Gegensatz zu anderen Palaeonisciden aus einigen einzelnen Verknöcherungen, die durch knorpelige Zonen getrennt sind.

Am Neurocranium zeigen sich auch Merkmale, in denen *Birgeria* von den Stören abweicht:

- das Endocranium der Störe mit Rostrum, als sekundäre Entwicklung im Zusammenhang mit der Lebensweise, fehlt bei *Birgeria*;
- die interorbitale Wand ist bei den Stören im Gegensatz zu *Birgeria* sehr dick;
- eigentliche Nasenhöhlen sind bei den Stören in der ethmoidalen Region untergebracht;
- die Störe besitzen einen breiten Cranio-spinal-Fortsatz;
- ein hinteres Myodom ist bei den Stören nicht entwickelt.

Nach E. NIELSEN (1949, pp. 292–294) bestehen zwischen *Birgeria* und *Polyodon* engere Beziehungen als zwischen *Birgeria* und *Acipenser*, und zwar auf Grund von:

- das Neurocranium von *Polyodon* kann wahrscheinlich vom Neurocranium von *Birgeria* abgeleitet werden;
- das Parasphenoid stimmt prinzipiell bei beiden Formen überein;
- das Knochenmuster des dermalen Schädeldaches bei *Polyodon* kann von dem Muster am Schädeldach von *Birgeria* abgeleitet werden. Mit der starken Streckung des Schädels geht eine Fragmentation einiger Knochen einher.

Das Palatoquadratum und seine Dermalknochen sind relativ gross und in Richtung *Polyodon* spezialisiert;

- das kleine Operculum bei *Birgeria* fehlt bei *Polyodon*;
- das Suboperculum ist bei beiden Formen gelappt;
- Entwicklung, Form und Lage der Flossen bei beiden Formen übereinstimmend;
- der Beckengürtel ist bei beiden Formen gleich;
- beträchtliche Reduktion des Schuppenkleides.

Chondrosteus aus dem Lias (E. HENNIG, 1925) steht den modernen Stören (*Acipenser*) wesentlich näher als *Birgeria* und *Polyodon*. Einzelne Eigenschaften wie das Fehlen eines eigentlichen Rostrums und ein vollständiges Kiemen skelett (mit Operculum, Suboperculum, Branchiostegalreihen) sind als ursprünglich zu werten und erinnern an die Palaeonisciden. Eine feste Anlehnung der Oberkieferregion gegen den Schädel, die weiter vorn liegende Dorsalflosse sowie die hohe, annähernd gleichlappige Schwanzflosse und das Fehlen einer Beschuppung am Rumpf verraten nähere Beziehungen zu den Palaeonisciden und zu *Birgeria*.

Für die Acipenseridae sind eine freie Aufhängung des Palatinopterygoidapparates, eine der Afterflosse stark genäherte Rückenflosse, fünf vollständige Reihen von Schuppenschildern am Rumpf, eine niedere Schwanzflosse mit deutlich verlängertem Dorsallappen sowie das Fehlen eines Operculums und der Branchiostegalreihen kennzeichnende Eigenschaften. Die Kiefer von *Chondrosteus* sind klein und unbezahnt. Schwach bezahnt sind die etwas grösseren Kiefer von *Errolichthys* (J. P. LEHMAN, 1952), eine mit *Chondrosteus* nah verwandte Form aus der Trias. Sie besitzt ein grosses Operculum, ein normal ausgebildetes Suboperculum und ein kleines, fragmentiertes Praeoperculum. Im mittleren Karbon tritt *Phanerorhynchus* (B. G.

GARDINER, 1967) auf, mit unartikulierten, nie bifurkaten Flossen als besonderem Merkmal. Der Schwanz ist nicht gegabelt; grosse Schuppenplatten erinnern an die Anordnung der Schuppenschilder der Störe; ein Rostrum, kurze Maxillaria und ein eher kleiner Unterkiefer sowie ein mässig grosses Operculum, in den Umrissen mit *Birgeria* übereinstimmend, zeigen viele Beziehungen zu den Chondrosteiformes, den Acipenseriformes oder sogar den Saurichthyoformes.

Nach B. G. GARDINER (1963, pp. 299–302) ist ein Palaeonisciformes-Vertreter aus dem Oberdevon bekannt: *Tegeolepis*, der nähere Relationen zum Formenkreis der Störe aufweist. Er fällt durch ein Mosaik von ursprünglichen und abgeleiteten Merkmalen auf. Ein gut entwickeltes Maxillare mit einem höheren hinteren Fortsatz und ein kleines Suboperculum sind Kennzeichen der Palaeonisciden. Das Vorhandensein eines Rostrums, sehr dünne Schuppen, das Fehlen von Fulcralschuppen an der Pectoralflosse sowie Lage und Form des Dermopteroticums deuten auf nähere Beziehungen zu *Acipenser* und zu *Chondrosteus*. Grösse, Form und Anordnung der Unterkieferknochen sind dem Verhalten von *Birgeria groenlandica* STENSIÖ sehr ähnlich, was auch für das Dermopteroticum gilt. Grösse, Form und Anordnung des Hyomandibulare weisen deutlich in Richtung *Polyodon*.

H. ALDINGER (1937, pp. 366–367) nimmt an, dass *Birgeria* und die Störe sowie Löffelstöre von Palaeonisciden mit schiefer Suspensorium und langem, niederem Palatoquadratum abstammen.

Die Tatsache, dass schon im Oberdevon und Mittelkarbon Fische mit stöartigen Merkmalen auftraten, zeigt, dass die Tendenz, sich in Richtung der modernen, spezialisierten Störe zu entwickeln, schon früh, also bereits im Devon vorhanden gewesen sein muss, zu einer Zeit, in der die Actinopterygier mit sehr ursprünglichen Formen wie *Cheirolepis* erst richtig aufgekommen waren. Vom Karbon bis in die Gegenwart treten immer wieder Fische auf, die Merkmale der Stöartigen besitzen.

	Acipenseridae	Polyodontidae
Rezent	<i>Huso</i> , <i>Acipenser</i> <i>Scaphirhynchus</i>	<i>Polyodon</i> <i>Psephurus</i>
Oberkreide	<i>Protoscapirhynchus</i>	<i>Palaeopsephurus</i>
Jura (Lias)	<i>Chondrosteus</i>	
Trias	(<i>Saurichthys</i>) <i>Errolichthys</i>	<i>Birgeria</i>
Karbon	<i>Phanerorhynchus</i>	
Devon	<i>Tegeolepis</i>	

In einer Tabelle (siehe Tabelle 6) werden auf Grund zahlreicher Merkmale am Schädel und postcranialen Skelett *Palaeoniscus*, *Pteronisculus*, *Birgeria*, *Chondrosteus*, *Acipenser* und *Polyodon* miteinander verglichen. Dabei zeigt sich bei *Birgeria* und *Chondrosteus* ein typisches Mosaik ursprünglicher, auf die Palaeonisciden hinweisender und abgeleiteter, in Richtung von *Acipenser* und *Polyodon* deutender Merkmale.

Tabelle 6

	<i>Palaeoniscus</i> <i>Pteronisculus</i>	<i>Birgeria</i>	<i>Chondrosteus</i>	<i>Acipenser</i>	<i>Polyodon</i>
Neurocranium	einheitlicher Block	einzelne Verknöcherungen im knorpeligen Neurocranium	?	einzelne Verknöcherungen im knorpeligen Neurocranium	
Dermales Schädeldach	Palaeoniscidenmuster				
	Parietalia gross	Parietalia klein, durch Frontalia getrennt	Parietalia gross	Parietalia gross	Fragmentation der Nasalia und Rostralia (und Parietalia)
		grosses, einheitliches Postrostrale grosse Nasalia			
Parasphenoid	hinterer Abschnitt kurz, zwei Paar Proc. ascendentes	hinterer Abschnitt lang, ein Paar hintere Proc. ascendentes Das Parasphenoid unterlagert das ganze Neurocranium		sehr lang ein Paar hintere Proc. ascendentes	extrem lang
Rostrum	fehlend	fehlend	leicht angedeutet	vorhanden	vorhanden
Maxillare		gross, Palaeoniscidenhabitus	klein	sehr klein	gross
Unterkiefer	gross	gross, lang, Dorsalfortsatz am Surang.	klein	sehr klein	gross
Bezahnung	Palaeoniscidenmuster				
Praeoperculum	gross, geknickt, zwei Schenkel		klein	klein, fragmentiert	fehlend(?)
Operculum	gross	klein, schmal	sehr klein	fehlend	fehlend
Suboperculum	einheitlich	in Teile gegliedert	einheitlich, gross	vertritt das Operculum, zerlappt	
Branchiostegalreihen	vorhanden	vorhanden	vorhanden	fehlend	fehlend
Beschuppung am					
Körper	vorhanden	fehlend	fehlend	5 Plattenreihen	schwach-fehlend
Ganoin	vorhanden	fehlend	fehlend	fehlend	fehlend
Cosmin	vorhanden	fehlend	fehlend	fehlend	fehlend
Knochen	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden

3. Geographische und stratigraphische Verbreitung von *Birgeria*

Eine Karte (Fig. 75) zeigt die weltweite Verbreitung von *Birgeria*. Die meisten Fundstellen liegen im mitteleuropäischen Raum, weitere Funde entstammen dem arktischen Raum (Grönland, Spitzbergen) und einer aus Nordostsibirien. Vereinzelt Funde sind aus Madagaskar bekannt. Ein unter dem Namen *Xenestes velox* JORDAN (1907) beschriebener Kieferrest, der vielleicht einer *Birgeria* angehört, stammt aus der Trias von Kalifornien. Etwas umstritten ist ein der Familie der Birgeriidae zugeschriebener Fisch *Psilichthys* HALL (1900) aus dem Mesozoikum von West Victoria (Australien).

Palaeogeographische Karten der Trias Europas und der ganzen Welt zeigen, dass *Birgeria* nicht an bestimmte marine Grossfaziestypen gebunden war. Sie tritt sowohl im orthogeosynklinalen Bereich und im epikontinentalen Schelf als auch im Binnenmeer der germanischen Trias auf.

1. Mittlere/Obere Trias: Orthogeosynklinale Südtessin, Bergamasker Alpen, Savoyen
2. Untere Trias: Epikontinentalmeer Grönland, Spitzbergen, Madagaskar, Nordostsibirien

3. Mittlere/Obere Trias: Binnenmeer Süddeutschland, Mitteldeutschland, Lorraine, Südwest-England.

Die Gattung *Birgeria* ist bisher auf die Trias beschränkt. Funde von *Birgeria*-Arten in Madagaskar, Grönland und Spitzbergen sowie Nordostsibirien gehören der unteren Trias an, die im arktischen Raum marin entwickelt ist. Schon zu Beginn der Trias war die Gattung *Birgeria* weltweit verbreitet. Als erster Vertreter erscheint *B. groenlandica* STENSIÖ in der unteren Eotrias. Etwas später, in der mittleren Eotrias, tritt *B. nielseni* LEHMAN auf, gefolgt von *B. mougeoti* (AGASSIZ) aus der oberen Eotrias. Während *B. groenlandica* STENSIÖ und *B. nielseni* LEHMAN bisher nur in der Untertrias nachgewiesen werden konnten, lebte *B. mougeoti* (AGASSIZ) in einer etwas modifizierten Form in der mittleren Trias des germanischen Beckens.

Mit dem Auftreten von *B. mougeoti* (AGASSIZ) fällt zeitlich das Vorkommen von *B. stensiöi* ALDINGER aus der südalpinen Mitteltrias zusammen. Nicht weit vom Fundort von *B. stensiöi* ALDINGER (Grenzbitumenhorizont des Monte San Giorgio) entfernt, in den Bergamasker Alpen, sind Schädelreste von *B. acuminata* (AGASSIZ) aus dem Rhät bekannt geworden. Zähne und Maxillenreste derselben Art



Fig. 75
Geographische Verbreitung von *Birgeria*.

finden sich auch in der germanischen Obertrias (Lettenkohle, Rhät).

Im Gegensatz zur marinen Untertrias des arktischen Raumes war die untere Trias im germanischen Becken und im «südalpinen» Raum kontinental entwickelt. Mit der Transgression zu Beginn der mittleren Trias geriet das germanische Becken und der «südalpine» Raum in den Einflussbereich der Tethys, die sich mit der zirkumpazifischen Geosynklinale verband. Zur selben Zeit brach infolge Hebung die Verbindung des germanischen Beckens zum arktischen Bereich ab.

Trotz weltweiter Verbreitung liegen nur isolierte Funde vor. Aus diesem Grunde lassen sich die Wanderwege schwierig ermitteln. Es ist möglich, dass sich die Fischfaunen in der Tethys entwickelt haben, und von dort aus in die der Tethys benachbarten Meere eingewandert sind, was für die Ammoniten der Eotrias nach einer freundlichen Mitteilung von R. TRÜMPY wahrscheinlich ist.

4. Fischfaunen der Trias

Nach E. STOLLEY (1920, p. 82) lag im Paläozoikum das Schwergewicht der Fischfaunen in den Binnengewässern. Erst im Laufe der Trias bezogen die Actinopterygier all-

mählich marine Biotope. Zuerst bewohnten sie die Küstenregionen (Ästuarien, Lagunen usw.), dann eroberten einige Formen als leistungsfähige Schwimmer das offene Meer. Es sind schnellschwimmende, räuberische Fische von bedeutender Körpergrösse (1 bis 2 Meter). Zu ihnen muss auch *Birgeria* gerechnet werden. Die meisten Fische waren allerdings in den verschiedenen Lebensbereichen des Litorals heimisch, von mittlerer Körpergrösse und mässige Schwimmer (W. DEECKE, 1926). Zahlreiche dieser Fische führten eine benthische Lebensweise. Semionotiden lebten in schwach bewegtem Wasser, *Colobodus* knackte mit seinem Pflastergebiss hartschalige Beute, während die Palaeonisciden und einige Subholostei als Fischfresser lebten.

Nach J. BROUGH, 1939 (DE ALESSANDRI, 1910; R. T. WADE, 1935; C. R. EASTMAN, 1911; E. NIELSEN, 1936) verlieren die Palaeonisciden im Laufe der Trias an Einfluss. Neue Formen, vorerst Vertreter der Subholostei und dann Holostei, treten auf. Sie gewinnen von der mittleren Trias an an Bedeutung und bewohnen mit grosser Formenfülle die Meere. Palaeonisciden konnten sich als grössere Verbände nur noch im Süsswasser halten, wo sie eine zweite Blüte erlebten.

Als Vertreter der Palaeonisciformes kommt *Birgeria* durch die ganze Trias in zahlreichen Faunen weltweit vor. Als ihre ständigen Begleiter sind *Saurichthys*, *Perleidus*,

Semionotiden sowie die Haie *Hybodus* und *Acrodus* zu nennen. Während *Pteronisculus*, *Acrorhabdus*, *Boreosomus*, *Ospia*, *Broughia*, *Watsonulus* usw., *Bobasatrania* für die Untertrias charakteristisch sind, verändert sich das Bild in der Mittel- und Obertrias. Es erscheinen Formen wie *Heterolepidotus*, *Colobodus*, *Pholidopleurus*, *Peltopleurus*, *Cephaloxenus*, *Luganoia*, *Besania*, *Ptycholepis*, *Eoeugnathus*.

In die Trias fällt ein entscheidender Entwicklungsprozess, der von Palaeonisciformes über die Holostei zu den Teleostei führt. Er hat bei einigen Formen schon im Karbon und Perm begonnen. Deshalb treffen wir in der Trias zahlreiche Subholostei und Holostei, die zum grössten Teil als solche in den Jura weiterführen.

5. Bemerkungen zur Fortbewegung und Lebensweise der *Birgeria*

Mit den verschiedenen Fortbewegungsweisen rezenter Fische und ihrer ökologischen Analyse hat sich E. KRAMER (1960) befasst. Von seinen drei Arten der Bewegung entspricht *Birgeria* dem carangiformen Bewegungstyp. Hier werden für die Lokomotion vor allem die Schwanzflosse und der Rumpf eingesetzt, der eine pendelnde Bewegung ausführt. Der carangiforme Typ ist für die meisten als aktive Schwimmer bekannten Fische typisch. Als Antrieb für die wellenförmige Bewegung dient die Schwanzflosse. Hochseeschwimmer des Pelagials (Thune, Makrelen usw.) besitzen hochgebaute, relativ starre Schwanzflossen. Eine etwas niedriger gebaute Schwanzflosse, die zugleich elastischer ist, kennzeichnet Fische, die im offenen Meer regelmässige Wanderungen ausführen und dabei in grossen Verbänden auftreten. Sie zeigen im Vergleich zu den Hochseeschwimmern eine bessere Manövrierfähigkeit (Heringe).

Leistungsschwimmer der Hochsee sind durch eine Reihe von Körpermerkmalen, die auch für *Birgeria* typisch sind, gekennzeichnet:

1. Ein langer, stromlinienförmiger Körper von der Form einer Laminarspindel (H. HERTEL, 1963, pp. 122–123; W. F. GUTMANN, 1966, pp. 275–279). Sie ist die Idealform, weil hier die Reibung an der Flüssigkeit äusserst gering ist. Der Körper umschliesst eine der besten Form angepasste Muskulatur (Kraft- und Arbeitsmaschine) und den dazugehörigen Betriebsstoff (Verdauungs- und Atmungsorgane). Maul, Kiemen und Augen sind im Körper so untergebracht, dass die Reibung am umgebenden Wasser so gering als möglich wird. Ferner ist die Muskulatur besonders gut durchblutet, da diese Fische grössere Sauerstoffmengen benötigen.
2. Eine kleine Brustflosse.
3. Eine hohe Schwanzflosse mit schmalen, spitz auslaufenden Lappen.
4. Anal- und Dorsalflosse sind einander gegenübergestellt und liegen in der Nähe der Schwanzflosse, deren Antriebsfläche sie vergrössern. Fische mit weit hinten liegender Anal- und Dorsalflosse schwimmen nach

E. KRAMER (1960) mit Hilfe der Stammuskulatur auf gerader Bahn mit einer möglichst grossen Beschleunigung aus dem Stand. Sie schwimmen nahe an das Beutetier heran und packen dann rasch zu, wie das zum Beispiel beim Hecht (*Esox lucius*) der Fall ist.

5. Der ovale Körperquerschnitt.
6. Die starke Einengung am Rumpf vor der Schwanzflosse.
7. Das Fehlen der Beschuppung am Rumpf glättet den Körper, setzt den Wasserwiderstand herab und erleichtert das Gewicht des Fisches.

Im Gegensatz zu *Birgeria* sind die Palaeonisciden wie *Palaeoniscus* und *Pteronisculus* stark beschuppt und besitzen grosse Brustflossen. Der Rumpf ist nicht stromlinienförmig und der Übergang vom hohen vorderen zum niederen hinteren Abschnitt nicht fliessend. Die Einengung des Rumpfes vor der Caudalis ist schwächer entwickelt. Dies sind typische Eigenschaften küstennaher Fische, die eine ausgesprochen benthische Lebensweise führen oder doch in der Nähe des Bodens leben.

Die Merkmale 1–7 gelten für *Birgeria*, extrem für *B. stensiöi* ALDINGER; die Punkte 2, 3, 6 sind bei *B. groenlandica* STENSIÖ etwas schwächer ausgeprägt. (Vor allem besitzt die grönländische Art eine relativ lange Schwanzflosse, die niedrig ist und breite Lappen trägt.)

B. stensiöi ALDINGER bewohnte als ausgezeichneter Schwimmer das offene Meer und führte dort eine räuberische Lebensweise. *B. groenlandica* STENSIÖ bewohnte wahrscheinlich küstennähere Areale des Pelagials. Zur Zeit der Fortpflanzung suchten sowohl *B. stensiöi* ALDINGER als auch *B. groenlandica* STENSIÖ die Küsten auf, um dort im Flachwasser zu laichen. Hier entwickelten sich auch die Jungfische. War das Adultstadium erreicht, verlagerten sie ihren Lebensraum in das offene Meer. E. NIELSEN (1949) lagen nur sehr kleine oder grosse Individuen von *B. groenlandica* STENSIÖ vor. Die grossen Fische deutet er als Adulttiere, welche die Küstenregion zur Laichablage aufsuchten. Die Fische mittlerer Grösse lebten offenbar im Pelagial.

Die Sedimente des Grenzbitumenhorizontes sind nach H. RIEBER (1968) in einem flachen, undurchlüfteten Meeresbecken abgelagert worden. Infolge fehlender Wasserzirkulation herrschte am Boden Sauerstoffmangel. Die aus den oberen Wasserschichten absinkende, organische Substanz konnte nicht völlig oder nur zum Teil abgebaut werden, was zur Bildung von Faulschlamm führte. Deshalb war in diesem Meer nur nektonisches und planktonisches bzw. pseudoplanktonisches Leben möglich. In höheren sauerstoffreichen Schichten, über den mit Schwefelwasserstoff vergifteten Wasserschichten, schwebten, an Tangen festgeheftet, Daonellen und kleine Gastropoden, dazwischen schwammen Fische und Reptilien.

Während die meisten Fische des Grenzbitumenhorizontes (zum Beispiel *Colobodus*, *Perleidus*, Semionotiden, *Saurichthys* usw.) dieses Becken belebten, ist *Birgeria* als Bewohner des offenen Meeres in diesem Biotop nicht zu erwarten. Unser *Birgeria*-Exemplar muss sich wahrscheinlich in dieses Becken verirrt haben und darin umgekommen sein.

Nach H. STAUBER (1942) und E. NIELSEN (1961) sind die Sedimente der Eotrias von Grönland (oberer Fischhorizont, Fischschiefer) in einem flachen Meeresbecken abgelagert, dessen Verbindung zur offenen See von Zeit zu Zeit unterbrochen war. Das ergibt eine Wechsellagerung bituminöser Schiefer, Kalkkonkretionen enthaltend, mit Sandsteinen. Ähnliche Verhältnisse gelten für Spitzbergen (E. STENSIÖ, 1921) und Madagaskar (J. PIVETEAU, 1934), den Grenzbitumenhorizont des Monte San Giorgio (süd-alpine Trias), das Rhät der Bergamasker Alpen (Südalpin, A. BONI, 1937) sowie die Triasablagerungen des Ostalpins der Österreicher Alpen (R. SIEBER, 1958). Eine Ausnahme bilden die Ablagerungen der germanischen Trias, die durch Binnenmeercharakter mit unregelmässigen Transgressionen und Bonebed-Habitus gekennzeichnet sind. Vollständig erhaltene Wirbeltierreste sind hier äusserst selten, meist handelt es sich nur um isolierte Skelettelemente.

6. Erhaltungszustand von *Birgeria stensiöi* ALDINGER (Exemplar von Val Porina)

Die knöchernen Elemente des Schädels und des postcranialen Skeletts sind bis in die kleinsten Einzelteile vollständig erhalten. Die Flossen, mit Ausnahme der Brustflossen, stehen mit dem Axialskelett in natürlichem Zusammenhang, ebenso einzelne Teile der Caudal- und der Analflosse sowie der Bauchflossen. Axonoste und Baseoste der Dorsal- und der Analflosse sind aus ihrer natürlichen Lage etwas herausgelöst und distal verschoben oder unregelmässig ausgebreitet. Die einzelnen, das Axialskelett aufbauenden Knochenelemente sind wie im Leben in zwei Reihen um die Chorda herum angeordnet. In der vorderen Partie sind die kurzen, etwa rechteckigen Basiventralia in allen Richtungen ventral der Chorda angereiht; einzelne liegen etwas weiter von ihr entfernt. Ganz zerstreut liegen die Bestandteile des Endoskeletts des Schultergürtels und der Brustflossen. Unter- und Oberkieferhälften beider Seiten hängen zentral noch an den Branchiostegalreihen, und das rechte Praeoperculum schliesst wie beim lebenden Tier an den Dorsalrand des Maxillare an. Wie die beiden Kieferhälften liegen auch die beiden Cleithra symmetrisch zueinander. In ganz anderen Richtungen sind das dermale Schädeldach als Ganzes, das Parasphenoid und das linke Praeoperculum auf der Gesteinsplatte zerstreut. Die verschiedenen Elemente des Schädels zeigen also keine Einregelung durch Strömung.

7. Biostratinomie der *Birgeria stensiöi* ALDINGER (Exemplar von Val Porina)

Der Erhaltungszustand und die Lage des Fossils im Gestein geben uns wertvolle Aufschlüsse über die Vorgänge vom Tode bis zur Einbettung.

Unser Fischrest befindet sich in leicht bituminösem Dolomit, der als Begleitfauna zahlreiche marine Wirbellose und Reptilien enthält. Pflanzenreste sowie ein eingeschwemmter Pseudosuchia (*Ticinosuchus ferox* KREBS) weisen auf relative Landnähe des Fundortes hin (B. KREBS, 1965).

Da das Skelett vollständig erhalten ist und die einzelnen Knochenelemente selten zerrissen sind, darf man auf einen kurzen Transportweg des Fossils schliessen. Bei einer längeren Verfrachtung wären die feinen Knochen des Axialskeletts und die Radialia der Flossen sowie die Flossenstrahlen grösstenteils verlorengegangen. Ebenfalls gegen eine lange Verdriftung spricht, dass Elemente der Flossen, des Axialskeletts und des Schädels in natürlichem Zusammenhang stehen. Die Leiche sank als Ganzes auf den Meeresgrund. Dort kippte der Fisch auf die rechte Seite um. Die ganze Wirbelsäule ist seitlich eingebettet. Es sind deshalb zur Hauptsache die Arcualia der rechten Seite sichtbar, während die der linken Körperhälfte sich zwischen die ersteren einfügen oder von diesen zugedeckt sind. Die linke Bauchflosse kam unter die rechte zu liegen und drehte sich etwas, so dass die Radialia der linken Bauchflosse sich am Flossenende der rechten Bauchflosse befinden. Von der Brustflosse sind rechte und linke nebeneinander mit Scapularserien und Radialia ausgelegt. Als Muskeln und Ligamente zersetzt waren, zerfiel der Schädel, dabei lösten sich das dermale Schädeldach, Neurocranium, Parasphenoid und Pterygoide vom übrigen Schädel ab. Der restliche Schädel, bestehend aus Maxillaria, Unterkiefer, Praeopercula, Opercula, Cleithra, Supracleithra und Branchiostegalreihen, war noch durch Muskeln und Ligamente zusammengehalten. Er drehte sich als Ganzes um 180°, wobei alle diese Knochen mit der Aussenseite nach oben zu liegen kamen (dem Betrachter zugewandt). Deshalb sind auf der Gesteinsplatte die Branchiostegalreihen zentral angeordnet, und links und rechts davon schliessen vorerst rechter bzw. linker Unterkiefer an, an diese die Maxillaria und an das rechte Maxillare das rechte Praeoperculum.

Die Fäulnis der Eingeweide setzte sofort ein, da die Haut des Rumpfes kein Schuppenkleid trug. Die Wirkung der Verwesungsgase, welche die Leibeshöhle zum Auftreiben und Zusammensacken brachten, muss für die stark räumlichen Streuungen des Schultergürtels und der Brustflosse verantwortlich gewesen sein. Der Austritt der Gase fand auf dem Meeresgrund statt. Ein Auftreiben der Leiche kann nach W. SCHAEFER (1962) nicht eingetreten sein, da sonst Skeletteile verlorengegangen wären, was nicht der Fall ist. Nach dem Zersetzen der Weichteile waren die einzelnen Knochen der Wasserbewegung ausgesetzt. Da zahlreiche Knochen im natürlichen Verband vorliegen und die freien Elemente des Axialskeletts nur gering verschoben sind, muss die Wasserbewegung gering gewesen sein. Bei einer grösseren Strömung wären zumindest die Basidorsalia und die Basiventralia aus ihrer natürlichen Lage verschwenkt worden.

B. KREBS (1965) vermutet, dass durch allfällige vulkanische Vorgänge oder Erdbeben die Wassermassen leicht erschüttert wurden.

Nach W. SCHAEFER (1962) zersetzt sich eine Fischleiche rasch, wenn sich der Vorgang in einem oxydierenden, sauerstoffreichen Milieu abspielt. Ein Abbau im reduzierenden Milieu, wie im vorliegenden Fall, muss sich langsamer vollzogen haben. Das Fehlen eines Schuppenkleides am Rumpf von *Birgeria* muss die Fäulnis gefördert haben.

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wird das Skelett eines Vertreters der Gattung *Birgeria* aus dem Grenzbitumenhorizont der mittleren Trias vom Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Schweiz) beschrieben. Vom Neurocranium sind nur die Autosphenotica sowie wahrscheinlich das Sphenoid überliefert, während die übrigen Elemente des Schädels und das postcraniale Skelett vollständig erhalten sind. Auf Grund dieser guten Erhaltung konnte eine Rekonstruktion des Skelettes gegeben werden. Die Länge des Fisches betrug etwa 110 cm. Ein Vergleich mit den bisher bekannten Vertretern der Gattung *Birgeria* zeigt, dass es sich um *Birgeria stensiöi* ALDINGER handelt, die von H. ALDINGER (1931) auf Grund spärlicher Reste vom gleichen Fundort aufgestellt wurde. Die Diagnose von *Birgeria stensiöi* ALDINGER konnte deshalb wesentlich ergänzt werden. Sodann werden die Entwicklungstendenzen der Gattung *Birgeria* untersucht. Bei den primitiven Formen (*B. groenlandica* STENSJÖ, Untere Eotrias, *B. nielsenii* LEHMAN, Mittlere Eotrias) ist das Neurocranium gut und vollständig verknöchert, während bei jüngeren Vertretern einzelne Elemente nur knorpelig entwickelt sind. Der hintere Abschnitt des Parasphenoids nimmt an Länge zu. Im Zusammenhang mit einer Verkürzung der Kieferpartie und der Vergrößerung des postorbitalen Fortsatzes des Maxillare wird der Schädel höher und kürzer. Die Brustflossen werden länger und schmaler, Analis und Dorsalis wandern etwas nach vorn. Die Schwanzflosse wird höher und relativ kürzer, ihre Lappen werden spitzer. Die absolute Grösse nimmt zu. Diese Analyse führt dazu, die Funde aus der Eotrias Spitzbergens, die E. STENSJÖ (1921) der Art *B. mougeoti* AGASSIZ zugewiesen hat, als *B. aldingeri* n. sp. abzutrennen.

Die mikroskopische Untersuchung von *Birgeria*-Zähnen zeigt, dass sie aus Normodontin bestehen, dem eine Kappe aus Durodentin aufsitzt, sowie Email de collet besitzen. Oberflächenskulpturen und mikroskopischer Bau der Dermalknochen werden beschrieben. Der mikroskopische Bau der Schuppen und der Lepidotrichia stimmen überein. Sie sind aus konzentrischen Lamellen aufgebaut, besitzen Sharpeysche Fasern und Knochenzellen, die parallel der Anwachsstreifen angeordnet sind. Den Schuppen fehlen Ganoin- und Dentinschicht. Vergleichsweise wurden Dünnschliffe durch Schuppenschilder des Störs (*Acipenser sturio* LINNÉ) angefertigt. Ihr Aufbau entspricht den Schuppen von *Birgeria*, abgesehen vom Stachelkamm der Stör-Schuppe, dem Knochenzellen fehlen und der sich durch besondere Härte auszeichnet.

Im Bau des Maxillare und des Unterkiefers, des Praeoperculum, im Aufhängeapparat (Suspensorium), in der festen Anlehnung des Maxillare an das Praeoperculum, im Hyomandibulare und im Axialskelett verrät *Birgeria* ihre engen Beziehungen zu ursprünglichen Palaeonisciden. Der Bau des Neurocraniums, die Form des Parasphenoides, das kleine Operculum sowie die starke Reduktion des Schuppenkleides weisen in Richtung der Störe (*Errollichthys*, *Chondrosteus*, *Acipenser* und andere). Suboperculum, grosser Ober- und Unterkiefer verbinden *Birgeria* besonders

mit dem Löffelstör (*Polyodon*). Ob *Birgeria* in die Vorfahrenreihe von *Polyodon* gehört, wie dies R. NIELSEN (1949) annimmt, ist jedoch noch unsicher.

Das Vorkommen der Gattung *Birgeria* ist bisher auf die Trias beschränkt geblieben. Schon in der Untertrias war sie weltweit verbreitet und nicht an bestimmte marine Grossfaziestypen gebunden. *Birgeria* belebte als ausgezeichnete Leistungsschwimmer vor allem das offene Meer und suchte offenbar nur zur Zeit der Fortpflanzung Küstengebiete auf. Ihre Vertreter führten eine ausgesprochen räuberische Lebensweise.

Der gute Erhaltungszustand des neuen Tessiner Fundes spricht für einen kurzen Transportweg der Leiche. Eine Einregelung der einzelnen Skelettelemente hat nicht stattgefunden, was auf fehlende Wasserströmungen am Grunde schliessen lässt.

Summary

A skeleton of a specimen of the genus *Birgeria* from the Grenzbitumenhorizont of the middle Triassic of Monte San Giorgio (Canton Tessin, Switzerland) is described. Only the autosphenotics and perhaps the sphenoid as elements of the neural endocranium are present, while the remaining elements of the skull and the postcranial skeleton are completely preserved. The excellent preservation allowed a reconstruction of the skeleton. The length of this fish was about 110 cm. A comparison with the hitherto known species of the genus *Birgeria* shows that it deals with *Birgeria stensiöi* ALDINGER, which has been erected by H. ALDINGER (1931) of only sparse remains from the same locality. The diagnosis of *Birgeria stensiöi* ALDINGER could therefore be completed essentially. Then the trends of evolution of the genus *Birgeria* are examined. In primitive forms (*B. groenlandica* STENSJÖ, lower Eotriassic, *B. nielsenii* LEHMAN, middle Eotriassic) the neural endocranium is well and fully ossified, while in stratigraphical younger species, some elements are only cartilaginously developed. The posterior part of the parasphenoid increases in length, in connection with the shortening of the region of the jaw and the enlargement of the postorbital process of the maxillary, the skull becomes higher and shorter. The pectoral fins become larger and more narrow, the anal and dorsal fins migrate a little forward. The caudal fin becomes higher and relatively shorter, its lobes more pointed. The absolute shape increases. This analysis proves that the specimens from the Eotriassic of Spitzbergen, assigned by E. STENSJÖ to *B. mougeoti* AGASSIZ, have to be classified as a new species *B. aldingeri* n. sp.

The microscopical examination of the teeth of *Birgeria* shows that they consist of normodontin with a cap of durodentin and of 'email de collet'. The superficial ornaments and the microscopic structure of the dermal bones are described. The microscopic structure of the scales agrees with that of the lepidotrichia. Both of them are built of concentric lamellas, containing fibres of Sharpey and bone lacunes in a parallel arrangement to the concentric la-

mellas. The scales are lacking in ganoin and dentin. Comparatively thin sections of scales of the sturgeon (*Acipenser sturio* LINNÉ) were made. Their structure agrees with the scales of *Birgeria*, except the sting crest of the scales of the sturgeon, in which bone lacunes are lacking and which proves to be extremely hard.

In the structure of the maxillary and the lower jaw, the praeoperculum, the suspensorium, in the fixed connection of the maxillary to the praeoperculum, in the hyomandibular and in the axial skeleton, *Birgeria* shows close relationships to the primitive Palaeoniscids. The structure of the neural endocranium, the form of the parasphenoid, the small operculum and the great reduction of the scales point to the direction of the sturgeons (*Errolichthys*, *Chondrosteus*, *Acipenser* and others). The suboperculum, the large upper and lower jaw connect *Birgeria* especially with *Polyodon*. *Birgeria*'s membership to the ancestors of *Polyodon*, supposed by E. NIELSEN (1949) is yet uncertain.

The occurrence of the genus *Birgeria* is hitherto restricted to the Triassic. Even in the lower Triassic, *Birgeria* was widely distributed in the whole world and not limited to pronounced types of the marine facies. *Birgeria* was an excellent swimmer and lived especially in the open sea. It only visited the coast in time of spawning and was a decided fish of prey.

The good preservation of the new find from the Tessin indicates that the specimen lived in the region where it died. Since the elements of the skeleton were not sorted, it points to a lack of water current.

Résumé

Dans ce travail le squelette d'un représentant du genre *Birgeria* du «Grenzbitumenhorizont» du Trias moyen du Monte San Giorgio (Canton de Tessin) est décrit. Il y a uniquement les autosphénotiques et probablement le sphénoïde de l'endocrâne, tandis que les autres éléments du crâne et le squelette postcranial sont complètement conservés. Dû à cette bonne conservation le squelette put être reconstruit. La longueur du poisson était environ 110 cm. Une comparaison avec les représentants du genre *Birgeria* jusqu'à présent connus démontre, qu'il s'agit de *Birgeria stensiöi* ALDINGER, érigée par H. ALDINGER (1931) avec les quelques restes provenant de la même localité. Le diagnostic de *Birgeria stensiöi* ALDINGER pouvait être considérablement complété. Ensuite les tendances à l'évolution du genre *Birgeria* ont été examinées. L'endocrâne des représentants primitifs (*Birgeria groenlandica* NIELSEN, Eotrias inférieur, *B. nielsenii* LEHMAN, Eotrias moyen) est totalement ossifié, tandis que quelques éléments des jeunes représentants sont seulement développés cartilagineusement. La partie postérieure du parasphénoïde s'allonge. En relation avec une diminution de la mâchoire et de l'agrandissement du procès postorbital du maxillaire, le crâne devient plus haut et plus court. Les nageoires pectorales deviennent plus longues et plus étroites, les nageoires anales et dorsales avancent un peu. La nageoire caudale devient plus haute

et plus courte, les lobes se terminent en pointe. La longueur totale augmente. Par cette analyse nous constatons que les spécimens de l'Eotrias de Spitzbergen, assignées par E. STENSIÖ (1921) à l'espèce de *B. mougeoti* AGASSIZ, doivent être classifiées comme espèce nouvelle *B. aldingeri* n. sp.

Les recherches microscopiques des dents de *Birgeria* démontrent, qu'elles consistent en normodentine sur lequel une calotte de durodentine est fixée, et en émail de collet. Les ornements de la surface et la structure microscopique des os dermaux sont décrits. La structure microscopique des écailles correspond à celle des lépidotriches. Elles sont construites en lamelles concentriques, contiennent des fibres de Sharpey et des lacunes osseuses disposées parallèlement aux lamelles concentriques. Aux écailles manquent la couche de dentine et de ganoïne. Comparativement des sections de lamelles des écailles de l'esturgeon (*Acipenser sturio* LINNÉ) ont été faites. Leur structure correspond aux écailles de *Birgeria*, à l'exception de la crête épineuse de l'écaille des esturgeons, à laquelle des lacunes osseuses manquent. Elle se distingue par une dureté exceptionnelle.

Par la structure du maxillaire et de la mâchoire inférieure, du préopercule, du suspensor, par la connexion fixe du maxillaire au préopercule, par l'hyomandibulaire et par le squelette axial, *Birgeria* révèle ses relations aux Palaeoniscidés. La structure de l'endocrâne, la forme du parasphénoïde, le petit opercule, et la réduction remarquable des écailles montrent la direction des esturgeons (*Errolichthys*, *Chondrosteus*, *Acipenser* et al.). Le subopercule, la mâchoire supérieure et inférieure unient *Birgeria* au *Polyodon*. Il est douteux que *Birgeria* appartienne aux ancêtres de *Polyodon*, supposé par E. NIELSEN (1949).

La présence du genre *Birgeria* est jusqu'aujourd'hui limitée au Trias. Dans le Trias moyen déjà elle est répandue dans le monde entier et n'est pas liée à certains types déterminés de la faciès marine. *Birgeria* vivait comme excellente nageuse surtout dans la haute mer. Elle recherchait les rivages qu'au temps de la reproduction. Les représentants de *Birgeria* étaient des poissons rapaces.

L'excellente conservation du nouvel exemplaire du Tessin montre qu'il vivait dans la région même où elle périsait. Un arrangement réglé des éléments particuliers du squelette n'avait pas lieu, ce qui prouve que dans le fond de la mer un courant d'eau manquait.

Riassunto

In questa pubblicazione è descritto lo scheletro di un rappresentante del genere *Birgeria* del «Grenzbitumenhorizont» del Triassico medio del Monte San Giorgio (Cantone del Ticino). Esistono unicamente le autosphenotiche e probabilmente lo sphenoide dell'endocranio, mentre gli altri elementi del cranio e dello scheletro postcraniale sono stati completamente conservati. Grazie a questa conservazione unica, una ricostruzione dello scheletro poté essere effettuata. La lunghezza del pesce era di 110 cm circa. Un paragone dei rappresentanti del genere *Birgeria*

finora conosciuti mostra che si tratta di *Birgeria stensiöi* ALDINGER, la quale è stata ricostruita da ALDINGER (1931) con i pochi resti trovati nello stesso scavo. Perciò la diagnosi di *Birgeria stensiöi* ALDINGER ha potuto essere essenzialmente completata. Poi sono esaminate le tendenze all'evoluzione del genere *Birgeria*. L'endocranio delle forme primitive (*B. groenlandica* STENSIÖ, Eotriassico Inferiore, *B. nielseni* LEHMAN, Eotriassico medio) è completamente stato ossificato, mentre alcuni elementi dei rappresentanti giovani sono stati sviluppati solo cartilagosamente. La parte posteriore del parasphenoide si allunga. In rapporto a questa diminuzione della parte della mandibola e dell'ingrandimento del processo post-orbitale del maxillare, il cranio diventa più alto e più corto. Le pinne pettorali diventano più lunghe e più strette, le pinne anali e dorsali si spostano in avanti. La pinna codale diventa più alta e relativamente più corta, i lobi più acuminati. L'ampiezza totale aumenta. In questa analisi vediamo che le scoperte paleontologiche dell'Eotriassico di Spitzbergen, assegnate da E. STENSIÖ (1921) alla specie di *B. mougeoti* (AGASSIZ), devono essere classificate separatamente come *B. aldingeri* n. sp.

L'esame microscopico dei denti di *Birgeria* mostra che consistono in normodontin sui quali è fissata una calotta di durodentin e di «émail de collet». Gli ornamenti superficiali e la struttura microscopica delle squame corrisponde a quella dei lepidotrichia. Esse sono state costruite di lamelle concentriche, contengono delle fibre di Sharpey e delle lacune d'osso le quali sono disposte parallelamente alle lamelle concentriche. Gli strati di dentin e ganoin man-

cano nelle squame. Comparativamente, delle sezioni di lamine delle squame dello storione (*Acipenser sturio* (LINNÉ)) sono state effettuate. La loro struttura corrisponde alle squame di *Birgeria*, ad eccezione della cresta a pungiglioni delle squame dello storione alla quale mancano le lacune d'osso. Essa si distingue per una durezza eccezionale.

Nella struttura del maxillare e della mandibola inferiore, del praeoperculum, del suspensorium, nella connessione fissa del maxillare al praeoperculum, nell'hyomandibolare e nello scheletro lungo laterale, *Birgeria* rivela le sue relazioni alle Palaeoniscidi originali. La struttura dell'endocranio, la forma del parasphenoide, l'operculum piccolo e la riduzione forte delle squame vanno in direzione degli storioni (*Errolichthys*, *Chondrosteus*, *Acipenser* ed altri). Il suboperculum, la mandibola superiore e inferiore mettono *Birgeria* in relazione al *Polyodon*. È incerto che *Birgeria* appartenga all'ordine dei predecessori di *Polyodon*, presunto da E. NIELSEN (1949).

L'esistenza del genere *Birgeria* è finora limitata al Triassico. Nel Triassico inferiore essa è già largamente diffusa in tutto il mondo e non è legata a certi tipi della facies marina. *Birgeria* era conosciuta come eccellente nuotatrice e viveva soprattutto in alto mare. Essa veniva a riva solo nei tempi della riproduzione. I rappresentanti di *Birgeria* erano rapaci.

La buona conservazione della nuova scoperta paleontologica del Ticino mostra che questo esemplare viveva nella stessa zona dove moriva. Un allineamento degli elementi singoli dello scheletro non è stato effettuato, perchè nel fondo del mare non c'era corrente.

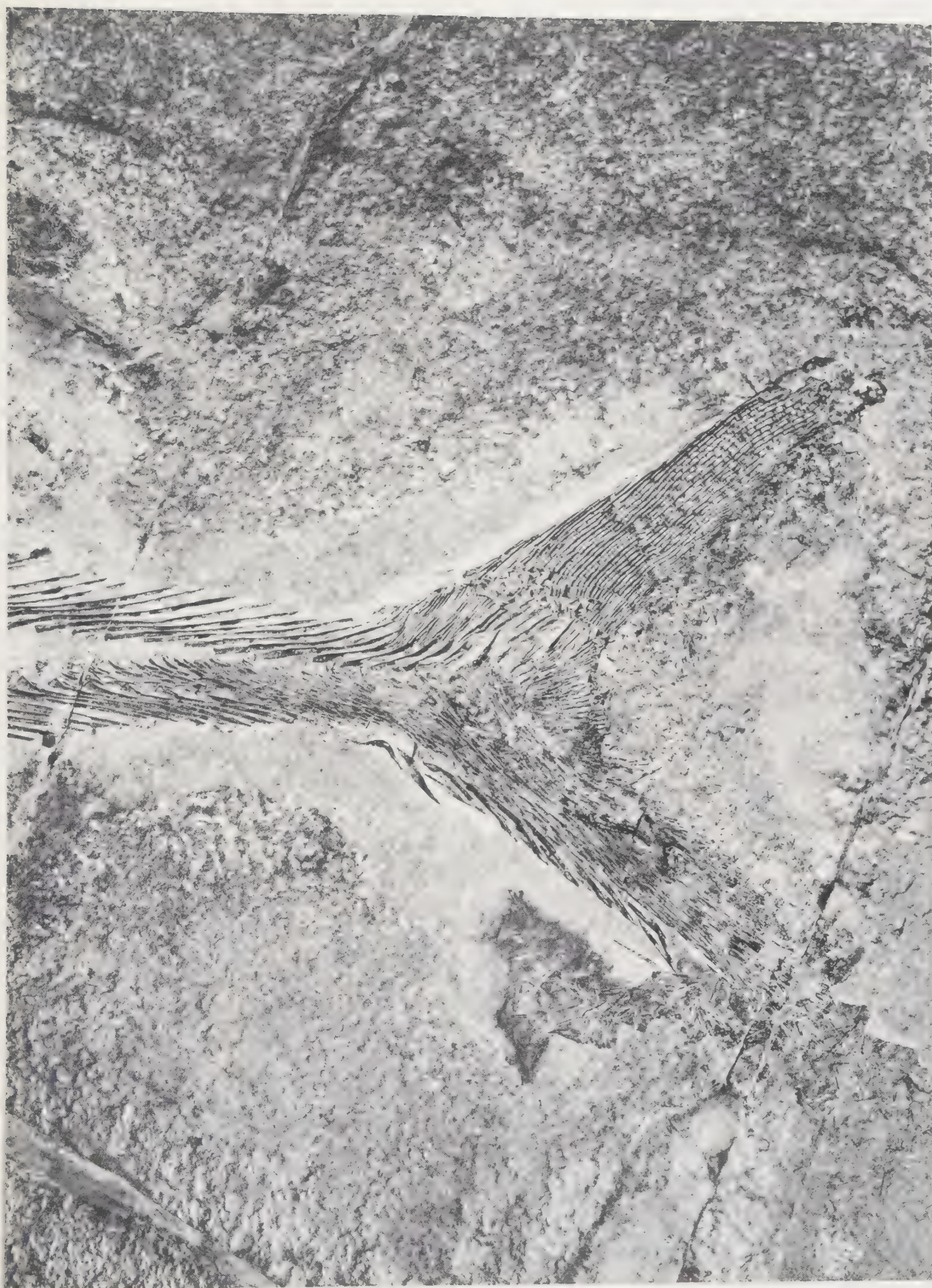
Literaturverzeichnis

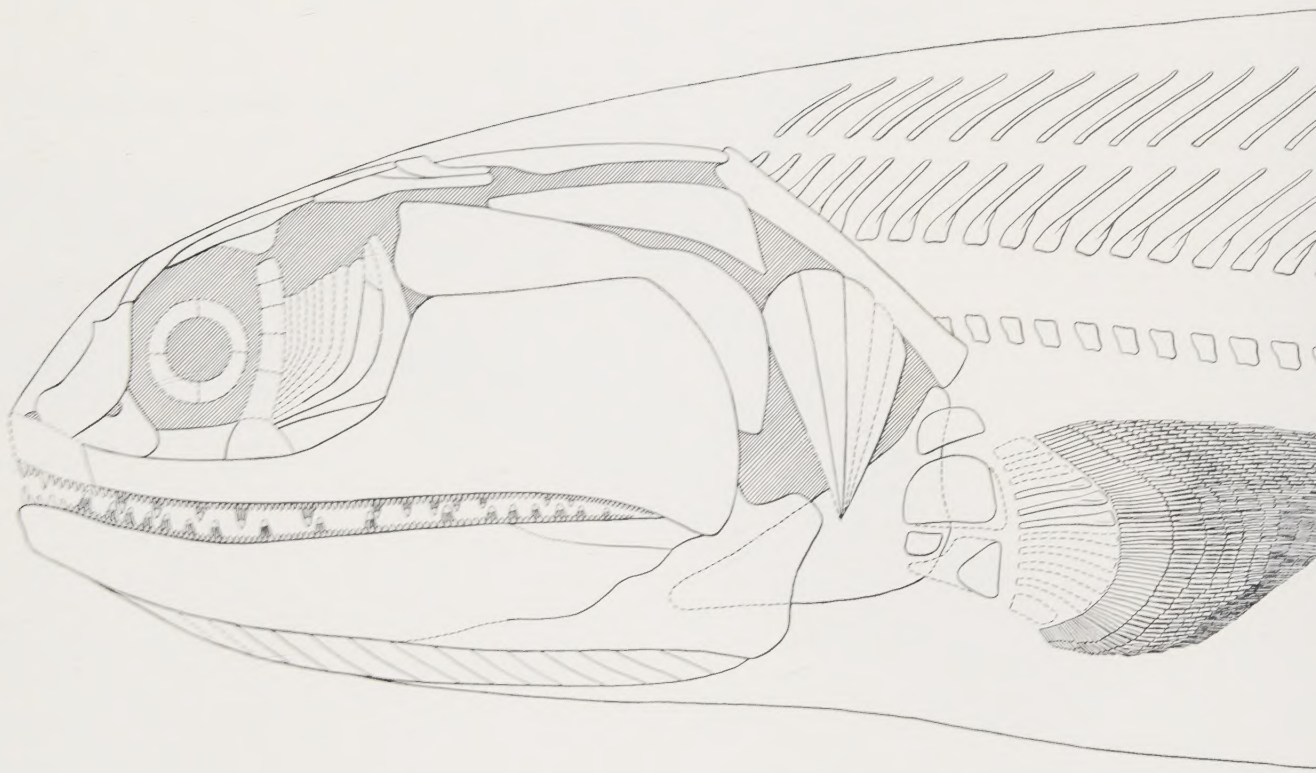
- ABEL, O. (1912), *Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere*, XV + 708 S., 470 Fig., Stuttgart (Schweizerbart).
- AGASSIZ, L. (1833–43), *Recherches sur les poissons fossiles*, 2, XII + 310 + 336 S. (Atlas I–II, 75 Taf.), Neuchâtel.
- ALDINGER, H. (1931), *Über Reste von Birgeria (Pisces, Palaeoniscidae) aus der alpinen Trias*, N. Jb. Mineral. Beil. 66, Abt. B, 167–180, 8 Fig., 1 Taf., Stuttgart.
- (1937), *Permische Ganoidfische aus Ostgrönland*, Medd. Grönland 102, 3, 392 S., 105 Fig., 44 Taf., København.
- ALESSANDRI, G. DE (1910), *Studi sui pesci triasici della Lombardia*, Mem. Soc. ital. sci. natur. 7, 1., 145 S., 9 Taf., Pavia.
- ARAMBOURG, C. (1935), *Contribution à l'étude des poissons du Lias supérieur*, Ann. Paléontol., 24, 1., 32 S., 2 Tab., 3 Taf., 10 Fig., Paris.
- BASSANI, F. (1886), *Sui fossili e sull'età degli schisti bituminosi triasici di Besano in Lombardia*, Atti Soc. Ital. Sci. Nat., 29, 15–72, Milano.
- BEER, G. R. DE, (1937), *The Development of the Vertebrate Skull*, XXIII + 552 S., 143 Taf., Oxford (Clarendon Press).
- BELTAN, L. (1957), *Etude sommaire d'un moulage naturel de la cavité crânienne d'un Boreosomus de l'Eotrias de Madagascar*, C. r. Acad. sci., 245, 549–551, 1 Fig., Paris.
- BERG, L. S. (1958), *System der rezenten und fossilen Fischartigen und Fische*, Hochschulbücher f. Biologie 4, XI + 310 S., 263 Fig., Berlin (D. V. W.).
- BLANC, M. (1953), *Contribution à l'étude de l'ostéogenèse chez les poissons Téléostéens*, Thèse, 145 S., 75 Fig., 6 Taf., Lons-le-Saunier (Declume).
- BLOT, J. (1966), *Etude des Palaeonisciformes du Bassin houiller de Commeny*, 99 S., 30 Fig., 18 Taf., 2 Tab., CNRS (Cahiers de Paléontologie), Paris.
- BOLK, L., GOEPPERT, E., KALLIUS, E., LUBOSCH, W. (1936), *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*, 4, XII + 1016 S., 696 Fig., Berlin und Wien (Urban & Schwarzenberg).
- BONI, A. (1937), *Vertebrati retici italiani*, Real. accad. naz. dei Lincei, Ser. VI, 6, 10., 199 S., 6 Taf., 7 Tab., 11 Fig., Roma.
- BRIDGE, T. W. (1878), *On the Osteology of Polyodon folium*, Trans. Phil. Roy. Soc. London 169, 2., 683–733, 3 Taf., London.
- BROUGH, J. (1939), *The Triassic Fishes of Besano, Lombardy*, IX + 117 S., 46 Fig., 7 Taf., Brit. Mus. (Nat. Hist.) London.
- BYSTROW, A. P. (1938), *Zahnstruktur der Labyrinthodonten*, Acta Zool., 19, 388–425, 27 Fig., Stockholm.
- (1939), *Zahnstruktur der Crossopterygier*, Acta Zool., 20, 283–338, 32 Fig., Stockholm.
- (1957), *The Microstructure of Dermal Bones in Arthroires*, Acta Zool., 38, 240–275, 25 Fig., Stockholm.
- CASE, E. C. (1937), *The Brain and Skull of a Palaeoniscid Fish from the Pennsylvanian of Western Missouri*, Proc. Amer. Phil. Soc., 78, 1., 10 S., 2 Taf., Philadelphia.
- CASIER, E. (1954), *Note additionnelle relative à «Stereolepis» (= Osorioichthys nov. nom.) et à l'origine de l'interoperculaire*, Contributions à l'étude des poissons fossiles de la Belgique, Bull. Inst. Roy. Sci. nat. de Belgique, 30, 2., 12 S., 3 Fig., Bruxelles.
- CORROY, G. (1928), *Les vertébrés du Trias de Lorraine et le Trias Lorrain*, Ann. Paléont., 17, 83–136, 14 Fig., 5 Taf., Paris.
- DEECKE, W. (1913), *Paläontologische Betrachtungen. IV. Über Fische*, N. Jb. Mineral. Geol. Palaeont., 1913, 2, 69–92, Stuttgart.
- (1926), *Über die Triasfische*, Palaeont. Z., 8, 3, 184–198, Berlin.
- EASTMAN, CH. R. (1911), *Triassic Fishes of Connecticut*, Bull. State Geol. Nat. Hist. Surv., 18, 75 S., 8 Fig., 11 Taf., Hartford.
- EDMUND, G. E. (1960), *Tooth Replacement Phenomena in Lower Vertebrates*, Royal Ontario Museum, Life Sci. Div. Contrib. 52, 190 S., 58 Fig., Toronto.
- (1962), *Sequence and Rate of Tooth Replacement in the Crocodilia*, Royal Ontario Museum, Life Sci. Div. Contrib. 56, 42 S., 21 Fig., Toronto.
- GARDINER, B. G. (1963), *Certain Palaeoniscoid Fishes and the Evolution of the Snout in Actinopterygians*, Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol., 8, 6, 255–325, 20 Fig., 2 Taf., London.
- (1967), *Further Notes on Palaeoniscoid Fishes with a Classification of the Chondrostei*, Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol., 14, 5, 143–206, 24 Fig., 3 Taf., London.
- GEGENBAUR, C. (1898), *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere 1*, XIV + 978 S., 619 Fig., Leipzig (W. Engelmann).
- GILL, M. SC. (1922), *The Permian Fishes of the Genus Acentrophorus*, Proc. Soc. Zool. London, 1922, 19–40, 16 Fig., London.
- GOETSCH, W. (1921), *Hautknochenbildungen bei Fischen. I. Teil*, Zool. Jb. Abt. Anat., 42, 1, 42 S., 2 Taf., Jena.
- GOODRICH, E. S. (1909), *Vertebrata craniata*. First Fascicle: *Cyclostomes and Fishes*, XVI + 518 S., 515 Fig., London (A. & C. Black).
- (1912), *On the Structure of Bone in Fishes. A Contribution to Palaeohistology*, Proc. Zool. Soc. London, 1912, 80–85, Fig. 13–16, London.
- (1930), *Studies on the Structure and Development of Vertebrates*, XXX + 837 S., 754 Fig., London (Macmillan).
- GREGORY, W. K. (1933), *Fish Skulls: A Study of the Evolution of Natural Mechanisms*, Trans. Amer. Phil. Soc. 23, 2., VII + S. 75–481, 302 Fig., 2 Taf., Philadelphia.
- (1935), *Williston's Law Relating to the Evolution of Skull Bones in the Vertebrates*, Amer. J. Phys. Anthropol., 20, 2, 123–152, 4 Fig., 4 Tab., Washington.
- GROSS, W. (1935), *Histologische Studien am Aussenskelett fossiler Agnathen und Fische*, Palaeontographica, 83, Abt. A, 60 S., 30 Fig., 7 Taf., Stuttgart.
- (1953), *Devonische Palaeonisciden-Reste in Mittel- und Osteuropa*, Palaeont. Z., 27, 1/2, 85–112, 4 Taf., 13 Fig., Stuttgart.
- (1960), *Über die Basis bei den Gattungen Palmatolepis und Polygnathus (Conodontida)*, Palaeont. Z., 34, 1, 40–58, 9 Fig., Stuttgart.
- (1961), *Aufbau des Panzers obersilurischer Heterostraci und Osteostraci Norddeutschlands (Geschiebe) und Oesels*, Acta Zool., 42, 74–150, 26 Fig., Stockholm.
- (1966), *Kleine Schuppenkunde*, N. Jb. Geol. Palaeont. Abh., 125, 29–48, 7 Fig., 4 Beil., Stuttgart.
- GUFFROY, S. (1956), *Notes paléolithologiques*, Bull. Soc. Géol. France, 6^e sér., 847–854, 2 Fig., 2 Taf., Paris.
- GUTMANN, W. F. (1966), *Zu Bau und Leistung von Tierkonstruktionen. 7. Die Laminarspindel-Form wasserlebender Organismen*, Senckenbergiana biol., 47 (3), 225–250 und 275–281, 3 Fig., Frankfurt a. M.
- GUTTORMSEN, S. E. (1937), *Beiträge zur Kenntnis des Ganoidengebisses, insbesondere des Gebisses von Colobodius*; in B. PEYER: *Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen*, XIII. Abh. Schweiz. Palaeont. Ges. 60, 41 S., 31 Fig., 2 Taf., Basel.
- HALL, T. S. (1900), *A New Genus and a new Species of Fish from the Mesozoic Rocks of Victoria*, Proc. Roy. Soc. Victoria, 12, 2, 147 to 151, 1 Taf., Melbourne.
- HARDER, W. (1964), *Anatomie der Fische, 1*, XIII + 308 S., 13 Tab., 2 Beil.; 2; 96 S., 19 Taf., 266 Abb., Stuttgart (Schweizerbart).
- HENNIG, E. (1925), *Chondrosteus Hinderburgi Pomp., ein «Stör» des württemb. Ölschiefers (Lias epsilon)*, Palaeontographica, 67, 115 – 133, 4 Fig., 1 Taf., Stuttgart.
- HERTEL, H. (1963), *Struktur – Form – Bewegung (Biologie und Technik)*, XI + 243 S., 297 Fig., Mainz (Krausskopf).
- HEYLER, D. (1969), *Vertébrés de l'Autunien de France*, 255 S., 166 Fig., 3 Tab., 52 Taf., CNRS (Cahiers de Paléontologie), Paris.
- HOLMGREN, N., STENSIÖ, E. (1936), *Kranium und Visceralskelett der Akranier, Cyclostomen und Fische*, In: L. BOLK, E. GOEPPERT, E. KALLIUS, W. LUBOSCH, *Handbuch der vergleichenden Anatomie*, 4, 233–500, 171 Fig., Berlin und Wien (Urban Schwarzenberg).

- HÖRSTADIUS, S. (1950), *The Neural Crest. Its Properties and Derivatives in the Light of Experimental Research*, VIII+111 S., 46 Fig., London, New York, Toronto (Oxford Univ. Press).
- JARVIK, E. (1948), *On the Morphology and Taxonomy of the Middle Devonian Osteolepid Fishes of Scotland*, K. Svenska Vet. Akad. Handl., Ser. 3, 25, 1, 301 S., 85 Fig., 37 Taf., Stockholm.
- (1959), *Dermal fin-rays and Holmgren's principle of Delamination*, K. Svenska Vet. Akad. Handl., Ser. 4, 6, 1, 51 S., 22 Fig., 5 Taf., Stockholm.
- JESSEN, H. (1966), *Die Crossopterygier des Oberen Plattenkalkes (Devon) der Bergisch-Gladbach-Pfaffrather Mulde (Rheinisches Schiefergebirge) unter Berücksichtigung von amerikanischem und europäischem Onychodus-Material*, Ark. Zool., Ser. 2, 18, 14, 306–389, 15 Abb., 22 Taf., Stockholm.
- (1968), *Moythomasia nitida* Gross und *M. cf. striata* Gross. *Devonische Palaeonisciden aus dem oberen Plattenkalk der Bergisch-Gladbach-Pfaffrather Mulde (Rheinisches Schiefergebirge)*, Palaeontographica, 128, Abt. A, 4–6, 87–114, 8 Fig., 7 Taf., Stuttgart.
- JORDAN, D. S. (1907), *The Fossil Fishes of California, with Supplementary Notes on Other Species of Extinct Fishes*, Univ. California, Publ. Bull. Geol. Sci., 5, 7, 95–145, 33 Fig., 2 Taf., Berkeley.
- (1963), *The Genera of Fishes and a Classification of Fishes*, XVI+800 S., Stanford (Univ. Press).
- KEIL, A. (1966), *Grundzüge der Odontologie. Allgemeine und vergleichende Zahnkunde als Organwissenschaft*, X+278 S., 251 Fig., 4 Taf., Berlin (Borntraeger).
- KERR, T. (1952), *The Scales of Primitive Living Actinopterygians*, Proc. Zool. Soc. London, 122, 55–78, 5 Fig., 2 Taf., London.
- KNER, R. (1866), *Die Fische der bituminösen Schiefer von Raibl in Kärnten*, Sitzungsber. Kais. Akad. Wiss., 53, 46 S., 6 Taf., Wien.
- KORSCHULT, E. (1939), *Über Besonderheiten im Aufbau des Knochenfischskelettes*, Z. wiss. Zool., 152, 507–546, 17 Fig., Leipzig.
- KRAMER, E. (1960), *Zur Form und Funktion des Lokomotionsapparates der Fische*, Z. wiss. Zool., 163, 36 S., 19 Fig., Leipzig.
- KREBS, B. (1965), *Ticinosuchus ferox* nov. gen. nov. sp. In: E. KUHN-SCHNYDER u. B. PEYER, *Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen*, XIX, Schweiz. Palaeontol. Abh., 81, 140 S., 3 Taf., 9 Tab., 59 Fig., Basel.
- KUHN, E. (1946), *Über einen Fund von Birgeria aus der Trias vom Monte San Giorgio, Kanton Tessin*, Eclog. geol. Helv., 39, 2, 363–364, Basel.
- KUHN, O. (1964), *Die Tierwelt des Mansfelder Kupferschiefers (Neue Brehm-Bücherei)*, 54 S., 44 Fig., Wittenberg (A. Ziemsen).
- LEHMAN, J. P. (1947), *Description de quelques exemplaires de Cheirolepis canadensis (Whiteaves)*, K. Svenska Vet. Akad. Handl., Ser. 3, 24, 4, 40 S., 22 Fig., 9 Taf., Stockholm.
- (1952), *Etude complémentaire des poissons de l'Eotrias de Madagascar*, K. Svenska Vet. Akad. Handl., Ser. 4, 2, 6, 201 S., 129 Fig., 48 Taf., Stockholm.
- (1959), *L'Evolution des vertébrés inférieurs, quelques problèmes*, VIII+188 S., 94 Fig., 1 Tab., Paris (Dunod).
- (1966), *Actinopterygii, Dipnoi et Crossopterygii, Dipnoi, Crossopterygii, Brachiopterygii*. In: J. PIVETEAU, *Traité de Paléontologie*, 4, 3, S. 1–387, 398–420., 341 Fig., 11 Taf., Paris (Masson).
- MILES, A. E. W. (1967), *Structural and Chemical Organization of Teeth*, 1, XV+525 S., 362 Fig., New York, London (Acad. Press).
- MILES, R. S., (ed.) (1966), *The Acanthodian Fishes of the Devonian Plattenkalk of the Pfaffrath Trough in the Rhineland*, Ark. Zool., Ser. 2, 18, 9, 147–194, 18 Fig., 10 Taf., Stockholm.
- MILLOT, J., et ANTHONY, J. (1958), *Anatomie de Latimeria chalumnae*, 122 S., 20 Fig., 80 Taf., Paris (CNRS).
- MOELLENDORF, W., ed. (1930), *Die Gewebe, II. Teil, Knochengewebe, Skelettsystem*, VII+699 S., 521 Fig., Berlin (Springer).
- MOELLER, W. (1940), *Zur Kenntnis des Kiefergebisses und der Zähne von Lepidosteus und Amia*, Z. Mikr. Anat. Forsch., 48, 607–630, 19 Fig., Leipzig.
- MOHR, E. (1952), *Der Stör (Neue Brehm-Bücherei)*, 65 S., 39 Fig., Leipzig (Akad. Verl. Ges.).
- MOY-THOMAS, J. A., BRADLEY-DYNELL (1938), *The Actinopterygian Fishes from the Lower Carboniferous of Glencartholm, Escdale, Dumfriesshire*, Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 59, 1, Session 38, 437–480, 40 Fig., 2 Taf., London.
- MÜLLER, A. H. (1962), *Körperlich erhaltene Fische (Palaeoniscoidea) aus dem Zechstein (Kupferschiefer) von Ilmenau, Thüringen*, Geol., 11, 7, 845–856, 11 Fig., 1 Tab., Berlin.
- NIELSEN, E. (1936), *Some Few Preliminary Remarks on Triassic Fishes from East Greenland*, Medd. Grønland, 112, 3, 55 S., 19 Fig., København.
- (1942), *Studies on Triassic Fishes from East Greenland. I. Glaucolepis and Boreosomus*, Palaeozoologica Groenlandica, 1, 403 S., 78 Fig., 30 Taf., København.
- (1949), *Studies on Triassic Fishes from East Greenland. II. Australosomus and Birgeria*, Palaeozoologica Groenlandica, 3, 309 S., 82 Fig., 20 Taf., København.
- (1961), *On the Eotriassic Fish Faunas of Central East Greenland, Geology of the Arctic*, Proc. first int. Symposium on Arctic Geol., 1, 255–257, 1 Tab., Toronto (Univ. Toronto Press).
- NYBELIN, O. (1963), *Zur Morphologie und Terminologie des Schwanzskelettes der Actinopterygier*, Ark. f. Zool., Ser. 2, 15, 35, 485–516, 22 Fig., Stockholm.
- (1967), *Notes on the Reduction of the Sensory Canal System and of the Canal Bearing Bones in the Snout of Higher Actinopterygian Fishes*, K. Svenska Vet. Akad., Ser. 2, 19, 9, 235–246, 4 Fig., Stockholm.
- OBRUCHEV, D. V., ed. (1967), *Agnatha, Pisces*. In: Y. A. ORLOV, *Fundamentals on Palaeontology* 11, X+825 S., 671 Fig., 45 Taf., Transl., Jerusalem.
- OERTLE, G. F. (1928), *Das Vorkommen von Fischen der Trias Württembergs*, N. Jb. Mineral. Beil. 60, Abt. B, 325–472, 3 Taf., 1 Textbeil., Stuttgart.
- ÖRVIG, T. (1951), *Histologic Studies of Placoderms and Fossil Elasmobranchs. 1. The Endoskeleton with Remarks on the Hard Tissues of Lower Vertebrates in General*, Ark. Zool., Ser. 2, 2, 2, 321–454, 22 Fig., 8 Taf., Stockholm.
- (1957), *Palaeohistological Notes. 1. On the Structure of the Bone Tissue in the Scales of Certain Palaeonisciformes*, Ark. Zool., Ser. 2, 10, 12, 481–490, 4 Fig., Stockholm.
- (1966), *Histologic Studies of Ostracoderms, Placoderms and Fossil Elasmobranchs. 2. On the Dermal Skeleton of Two Late Palaeozoic Elasmobranchs*, Ark. Zool., 19, 1–39, 6 Fig., 5 Taf., Stockholm.
- (1967), *Phylogeny of Tooth Tissues. Evolution of Some Calcified Tissues in Early Vertebrates*. In: E. A. W. MILES, *Structural and Chemical Organization of Teeth*, 1, 45–110, 53 Fig., New York, London (Acad. Press).
- PARKER, W. K. (1881), *On the Structure and Development of the Skull in Sturgeon (Acipenser ruthenus and A. sturio)*, Phil. Trans. Roy. Soc. London 173, 1, 139–185, 7 Taf., London, 1883.
- PEYER, B. (1963), *Die Zähne, ihr Ursprung, ihre Geschichte und ihre Aufgabe*, 102 S., 102 Fig., Berlin, Göttingen, Heidelberg (Springer).
- (1968), *Comparative Odontology* (Translated and edited by R. ZANGERL), LXIV+347 S., 220 Fig., 96 Taf., Chicago and London (Univ. Chicago Press).
- PIVETEAU, J. (1934), *Contribution à l'étude des Actinoptérygiens. XXI. Les poissons du Trias inférieur, Paléont. Madagascar*, Ann. Paléont., 23, 81–180, 58 Fig., 10 Taf., Paris.
- POOLE, D. F. G. (1967), *Phylogeny of Tooth Tissues: Enameloid and Enamel in Recent Vertebrates with a Note on the History of Cementum*. In: E. A. W. MILES, *Structural and Chemical Organization of Teeth*, 1, 111–149, 40 Fig., New York, London (Acad. Press).
- RAUTHER, M. (1940), *Echte Fische. Anatomie, Physiologie und Entwicklungsgeschichte*. In: Dr. BRONNS, *Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, 1050 S., 848 Fig., Leipzig (Akad. Verl. Ges.).
- RAYNER, D. H. (1941), *The Structure and Evolution of the Holostean Fishes*, Biol. Rev., 16, 218–237, 12 Fig., Cambridge.
- (1956), *On the Cranial Structure of an Early Palaeoniscid, Kentuckia gen. nov.*, Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 62, 1, 53–83, 12 Fig., London.
- (1958), *The Geological Environment of Fossil Fishes*. In: T. S. WESTOLL, (ed.), *Stud. on Fossil Vertebr.*, 129–156, London (Univ. London).
- REGAN, C. T. (1923), *The Skeleton of Lepidosteus with Remarks on the Origin and Evolution of the Lower Neopterygian Fishes*, Proc. Zool. Soc. London 1923, 445–461, 8 Fig., London.

- RIEBER, H. (1968), *Zur Entstehung der Grenzbitumenzone der Mittleren Trias der Tessiner Kalkalpen*, Bull. Ver. Schweiz. Petrol.-Geol. und -Ing., 35, 87, 55–62, 1 Fig., 1 Tab., Riehen.
- SAINT SEINE, P. DE (1955), *Poissons fossiles de l'étage de Stanleyville (Congo belge). Première Partie: La Faune des argilites et schistes bitumineux*, Ann. Mus. Roy. Congo Belge, Sci. Geol. 14, Ser. 8, XIX+126 S., 85 Fig., 3 Tab., 13 Taf., Tervuren.
- SAVAGE, J. G. and LARGE, N. F. (1966), *On Birgeria acuminata and the Absence of Labyrinthodonts from the Rhaetic*, Palaeontology 9, 1, 135–141, 1. Taf., London.
- SCHAEFER, W. (1962), *Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee*, VIII+666 S., 227 Fig., 36 Taf., Frankfurt a. M. (W. Kramer).
- SCHAEFFER, B. (1952), *The Palaeoniscid Fish Turseodus from the Upper Triassic Newark Group*, Amer. Mus. Nat. Hist., 15, 81, 24 S., 8 Fig., New York.
- (1961), *Differential Ossification in the Fishes*, Trans. New York Acad. Sci., Ser. 2, 23, 6, 501–505, New York.
- (1967), *Late Triassic Fishes from the Western United States*, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 135, 6, 285–342, 18 Fig., 23 Taf., New York.
- and ROSEN, D. E. (1961), *Major Adaptive Levels in the Evolution of the Actinopterygian Feeding Mechanism*, Amer. Zool., 1, 2, 187–204, 7 Fig., New York.
- SCHLOSSER, M. (1917), *Zeitliche und räumliche Verbreitung und Stammesgeschichte der fossilen Fische*, Sitzungsber. K. Bayer. Akad. Wiss., Math.-phys. Kl., 1917, 131–150, München.
- SCHMIDT, M. (1928), *Die Lebewelt unserer Trias*, 461 S., 1220 Fig., Oehringen (F. Rau).
- SCHMIDT, W. J. (1938), *Polarisationsoptische Untersuchungen schmelzartiger Aussenschichten des Zahnbeins von Fischen, I*, Z. f. Zellforsch. u. mikroskop. Anatom., 28, 5, 761–783, 17 Fig., Berlin.
- (1940), *Polarisationsoptische Untersuchungen schmelzartiger Aussenschichten des Zahnbeins von Fischen, II*, Z. f. Zellforsch. u. mikroskop. Anatom., 30, 2, 235–272, 26 Fig., Berlin.
- (1949), *Einige neuere Erkenntnisse an den Zahnsubstanzen*, Deutsche Zahnärztl. Z., 4, 14, 913–924, 6 Fig., München.
- (1958), *Faserung und Durodentin-Metaplasie bei Fischzähnen*, Anatom. Anz., 105, 17/24, 349–360, 5 Fig., Jena.
- (1959), *Durodentin bei einem devonischen Fisch (Laccognathus panderi Gross)*, Z. f. Zellforsch., 49, 493–514, 17 Fig., Würzburg.
- und KEIL, A. (1958), *Die gesunden und die erkrankten Zahngewebe des Menschen und der Wirbeltiere im Polarisationsmikroskop*, 386 S., 347 Fig., 2 Taf., München (Carl Hanser).
- SCHULTZE, H. P. (1966), *Morphologische und histologische Untersuchungen an Schuppen mesozoischer Actinopterygier (Übergang von Ganoid- zu Rundschuppen)*, N. Jb. Geol. Palaeontol., Abh., 126, 3, 232–314, 61 Fig., 5 Taf., Stuttgart.
- (1968), *Palaeoniscoidea-Schuppen aus dem Unterdevon Australiens und Kanadas und aus dem Mitteldevon Spitzbergens*, Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol., 16, 7, 341–368, 19 Fig., 4 Taf., London.
- SEWERTZOFF, A. N. (1926), *The Development of the Scales of Acipenser ruthenus*, J. Morphol., 42, 1, 523–562, 38 Fig., Philadelphia.
- (1928), *The Head Skeleton and Muscles of Acipenser ruthenus*, Acta Zool., 9, 193–319, 53 Fig., 9 Taf., Stockholm.
- (1931), *Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution*, XIV+371 S., 131 Fig., 24 Tab., Jena (Fischer).
- SIEBER, R. (1958), *Vorkommen, Zusammensetzung und Verbreitung von Wirbeltierfaunen des nordalpinen Rhät*, Anz. math.-naturw. Kl., Österreich. Akad. Wiss., 1958, 1, 1–4, Wien.
- STENSIÖ, E. A. SON, (1919), *Einige Bemerkungen über die systematische Stellung von Saurichthys mougeoti Agassiz, Senkenbergiana*, 1, 6, 177–181, 3 Fig., Frankfurt a. M.
- (1921), *Triassic Fishes from Spitzbergen, Part I*, XXVIII+307 S., 35 Taf., 90 Fig., Wien.
- (1925), *Triassic Fishes from Spitzbergen, Part II*, K. Svenska Vet. Akad. Handl., Ser. 3, 2, 1, 261 S., 34 Taf., 58 Fig., Stockholm.
- (1932), *Triassic Fishes from East Greenland*, Medd. Grønland, 83, 3, 298 S., 94 Fig., 39 Taf., København.
- (1947), *The Sensory Lines and Dermal Bones of the Cheek in Fishes and Amphibians*, K. Svenska Vet. Akad. Handl., Ser. 3, 24, 3, 195 S., 38 Fig., Stockholm.
- (1961), *Permian Vertebrates. Geology of the Arctic*, Proc. first int. Symposium on Arctic Geol., 1, 231–247, 2 Fig., Toronto (Univ. Toronto Press).
- (1963), *Anatomical Studies on the Arthrodiran Head, Part I*, K. Svenska Vet. Akad. Handl., Ser. 4, 9, 2, 419 S., 124 Fig., 62 Taf., Stockholm.
- (1964), *Les Cyclostomes fossiles ou Ostracodermes*. In: J. PIRETEAU, *Traité de Paléontologie*, 4, 1, 96–382, 123 Fig., Paris (Masson).
- STOLLEY, E. (1920), *Beiträge zur Kenntnis der Ganoiden des deutschen Muschelkalks*, Palaeontographica, 63, 26–86, 3 Taf., Stuttgart.
- STOPPANI, A. (1860–1865), *Géologie et Paléontologie des couches à Avicula contorta en Lombardie*, 267 S., 60 Taf. (Paléontologie Lombarde, 3. Sér.), Milano (Bernardoni).
- THOMASSET, J. J. (1930), *Recherches sur les tissus dentaires de poissons fossiles*, Arch. Anatom., Hist. Embryol., 17, S. 5–153, 60 Fig., Strasbourg.
- VAILLANT-COUTURIER-TREAT, J. (1933), *Le Permotrias marin*, Ann. Paléont., 19, 59 S., 15 Fig., 6 Taf., Paris.
- VAUGHN, P. P. (1967), *Evidence of Ossified Vertebrae in Actinopterygian Fish of Early Permian Age, from Southeastern Utah*, J. Palaeontol., 41, 1, 151–160, 2 Fig., Chicago.
- WATSON, D. M. S. (1925), *The structure of certain Palaeoniscids and the relationships of that group with other Bony Fish*, Proc. Zool. London, 1925, 815–870, 30 Fig., 2 Taf., London.
- (1937), *The Acanthodian Fishes*, Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, 228, 49 146, 25 Fig., 10 Taf., London.
- WENZ, S. (1959), *Etude de Ptycholepis bollensis, Poisson du Lias supérieur de l'Yonne et du Wurtemberg*, Bull. Soc. Géol. France, 7e Sér., 1, 916–928, 7 Fig., 4 Taf., Paris.
- WESTOLL, T. S. (1944), *The Haplolepididae, a New Family of Late Carboniferous Bony Fishes. A Study in Taxonomy and Evolution*, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 83, 1, 122 S., 52 Fig., 10 Taf., 4 Tab., New York.
- WHITE, E. J. (1934), *On a New Palaeoniscoid Fish from Turkestan*, Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 10, 14, 396–399, 1 Fig., London.
- (1939), *A new Type of Palaeoniscoid Fish with Remarks of the Actinopterygian Pectoral Fin*, Proc. Zool. Soc. London, Ser. B, 109, 1, 41–61, 13 Fig., 1 Taf., London.
- WOODWARD, A. S. (1895), *Catalogue of Fossil Fishes in the British Museum (Nat. Hist.)*, 3, XXXIX+544 S., 45 Fig., 18 Taf., London.

Tafeln 1 und 2





Tafel 2

Birgeria stensiöi ALDINGER (Exemplar von Val Porina). Gesamtansicht: Rekonstruktion. $\frac{1}{2} \times$ nat. Gr.

